

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LE RÔLE INDIVIDUEL DANS LES INTERACTIONS SOCIALES CHEZ LA
MARMOTTE ALPINE (*MARMOTA MARMOTA*)

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

FRANÇOIS DUMONT

JANVIER 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

« Chaque langue voit le monde d'une manière différente. »

- Federico Fellini

Remerciements

J'aimerais remercier le Dr. Denis Réale (professeur, Université du Québec à Montréal) pour m'avoir offert l'opportunité de vivre une expérience marquante tant humaine que professionnelle. Je veux aussi le remercier pour m'avoir permis d'apprendre grâce à ses conseils et ses commentaires généreux. Je remercie aussi Achaz von Hardenberg (biologiste, Parc National du Grand Paradis) pour son accueil et son support dans le Parc. Ses commentaires ont toujours été de grande qualité et ont eu une importance capitale dans les réalisations de mes travaux de recherche.

Je veux remercier les responsables du PNGP, particulièrement Luigino Jocollé et Stephano Cerise, pour les efforts déployés afin de permettre la recherche scientifique dans ce parc. Merci aussi à Walter Valet, Martino Nicolino et Dario Favre pour l'entretien d'Orvieilles.

Je remercie mes assistants Simone Tommasina de l'Université de Turin, Caroline Bourgeois de l'UQÀM et Ottavia Cavali de l'Université de Pavie pour la qualité du travail qu'ils ont accompli sur le terrain. Leur engagement et leur rigueur ont contribué aux succès de cette recherche. Je remercie spécialement mes collaborateurs Cristian Pasquaretta de l'Université de Pavie et Caterina Ferrari d'UQÀM pour l'organisation et la communication de l'équipe des marmottes avec les responsables du PNGP. Merci aux autres *marmottari* qui ont participé aux captures et aux marquages des sujets de recherche : Mariaceleste Labriola (Université de Parme), Luigi Ranghetti (Université de Pavie), Lino Zubani (Université de Pavie), Laura Busia (Université de Pavie), Nicole Martinet (Université de Turin).

Merci à mes parents pour leur support tout au long de mon cheminement. Je leur dédie ce mémoire.

Avant-propos

Je présente ce mémoire sous forme de deux articles scientifiques rédigés en français. Des traductions anglophones seront soumises pour publication.

Le premier article « Importance relative des caractéristiques individuelles et de groupe sur le rôle social des individus chez la marmotte alpine (*Marmota marmota*) », présente des résultats sur le rôle des individus dans leur groupe social en fonction de leurs caractéristiques individuelles et des caractéristiques de leur groupe. Le second article « Les individus diffèrent dans leur investissement social chez les marmottes alpines (*Marmota marmota*) » examine le niveau de participation des individus dans les tâches sociales coopératives et leur spécialisation dans ces tâches.

Les auteurs de ces articles sont dans l'ordre François Dumont, Denis Réale et Achaz von Hardenberg. Les premières versions de ces deux articles ont été écrites par FD sous la supervision de DR. AvH commentera les versions définitives de ces deux papiers. La méthodologie utilisée sur le terrain a été élaborée par FD et supervisée à la fois par DR et AvH. Les données sur le terrain ont été récoltées par FD avec l'aide de Simone Tommasina (Université de Turin), Caroline Bourgerois (Université du Québec à Montréal) et Ottavia Cavali (Université de Pavie). FD et les assistants de terrain ont effectué la transcription informatique des données. Les analyses des résultats ont été réalisées par FD sous la supervision de DR.

Tableau des matières

Listes des figures.....	vii
Liste des tableaux.....	viii
Liste des abréviations.....	xi
Résumé.....	xii
Introduction générale.....	1
Le rôle des individus	2
Le rôle du contexte social.....	2
Modèle d'étude : la marmotte alpine.....	4
Les objectifs	5
Importance relative des caractéristiques individuelles et du groupe sur le rôle social des individus chez la marmotte alpine (<i>Marmota marmota</i>).	6
Résumé.....	7
1.1 Introduction.....	7
1.2 Matériels et méthodes.....	14
1.3 Résultats	18
1.4 Discussion	30
1.6 Références	38

Les individus diffèrent dans leur investissement social chez la marmotte alpine (<i>Marmota marmota</i>).....	43
Résumé	44
2.1 Introduction	44
2.2 Matériels et méthodes.....	48
2.3 Résultats	52
2.4 Discussion	58
2.5 Références	62
Conclusion.....	66
Le rôle des individus dans leur groupe social	66
Les efforts de coopération sociale	70
Références	72
APPENDICE A	82

Listes des figures

Figure 1: Corrélation positive entre l'ordonnée à l'origine dans les effets aléatoires de chacun des individus dans les modèles sur les interactions affiliatives avec les jeunes et la défense de territoire. Les individus reproducteurs sont représentés par un cercle gris; les subordonnés sont représentés par un carré noir.55

Liste des tableaux

Tableau 1: Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) et des facteurs attribuables à la composition du groupe sur les interactions de jeu (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.20

Tableau 2 : Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) et des facteurs attribuables à la composition du groupe sur les interactions de toilettage (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.21

Tableau 3 : Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) et des facteurs attribuables à la composition du groupe sur les interactions de reconnaissance (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.23

Tableau 4 : Effets des facteurs individuels (sexe et âge) et des facteurs de groupe sur les interactions agonistiques entre membres de groupes différents (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires (année, identité du groupe et de l'individu), ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.24

Tableau 5 : Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) sur les interactions agonistiques entre membres de même groupe (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires, année, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.25

Tableau 6 : Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) sur la fréquence du marquage jugal des individus. Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.26

Tableau 7 : Effets des facteurs attribuables à la composition du groupe sur le degré dans les associations sociales entre individus. Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (φ) indique que le facteur

a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.28

Tableau 8 : Corrélations de rang de Spearman entre les différentes mesures de comportements sociaux. Le degré sortant, le degré entrant et le degré sont respectivement exprimés par les abréviations DS, DE et D.....29

Tableau 9 : Sommaire du modèle généralisé linéaire mixte sur la probabilité de démontrer au moins une interaction affiliative (ex. jeu-combat ou toilettage) avec les jeunes durant une période d'une heure d'observation.....52

Tableau 10 : Sommaire du modèle généralisé linéaire mixte sur la probabilité d'observer au moins un événement de défense de territoire (ex. interactions agonistiques entre voisins ou marquage de territoire) durant une période d'une heure d'observation.....53

Tableau 11 : Sommaire du modèle généralisé linéaire mixte sur l'occurrence d'efforts de coopération sociale (ex. jeu-combat et toilettage avec les jeunes, interactions agonistiques initiées vers un voisin et marquage de territoire) durant une période d'observation d'une heure.....57

Tableau 12 : Code binaire utilisé pour qualifier les interactions entre marmottes alpines.....82

Liste des abréviations

Alt	Altitude
a-sub	adulte subalterne
c.-à.-d.	c'est-à-dire
D	degré d'association
d.l.	degré de liberté
DE	degré entrant
DIC	de l'anglais « Deviance information criterion »
DS	degré sortant
e.t.	erreur type
Etc	du latin <i>et cetera desunt</i> , qui signifie « et les autres choses manquent »
ex.	exemple
freq.	fréquence
gr.	Groupe
h	Heure
Ha	hectare
M	mâle
m.	mètre
Nb.	nombre
r	répétabilité (ou statistique de corrélation selon le contexte)
spp.	Espèces
sub	subalterne

Résumé

Les conditions environnementales rudes des hautes montagnes ont favorisé l'évolution des groupes de marmottes alpines (*Marmota marmota*) vers un mode de reproduction coopératif. Dans ce contexte, l'environnement social est un facteur important de l'écologie de ce Sciuridé. Les groupes familiaux territoriaux comptent un unique couple reproducteur, un nombre variable d'adultes subalternes et des jeunes de cohortes subséquentes. Le succès reproducteur d'un individu repose donc sur sa capacité à atteindre et à maintenir le statut de reproducteur. Les individus peuvent manipuler leur environnement social par le biais de leurs interactions et de leurs associations avec les autres individus du groupe. Le rôle social qu'ils peuvent jouer varie en fonction de caractéristiques individuelles et de leur groupe. De plus, leurs initiatives sociales peuvent servir des intérêts personnels aussi bien que de fournir un bénéfice à certains ou à tous les membres du groupe. L'objectif de ce projet de maîtrise est d'étudier le rôle individuel dans les comportements sociaux chez la marmotte alpine. Il se divise en deux objectifs : 1) mesurer l'importance relative des effets des caractéristiques propres à chaque individu (sexe, âge, statut de dominance) et des caractéristiques du groupe (nombre de subalternes, de jeunes d'un an et de juvéniles, rapport des sexes dans les individus matures et nombre de groupes voisins) sur les mesures individuelles (degré) de réseaux sociaux basées sur quatre types d'interactions (agonistiques, toilettages, jeux et reconnaissance), le degré d'association entre les individus et la fréquence de marquage de territoire; 2) déterminer le niveau de participation des individus dans les tâches sociales coopératives (interactions affiliatives avec les jeunes et défense du territoire). Les individus peuvent jouer plusieurs rôles sociaux (ex. défense du territoire, inhibition de la reproduction et expulsion des subalternes, développement moteur des jeunes, améliorer la cohésion sociale), et l'influence relative des variables individuelles et reliées à la composition des groupes varient en fonction de ces rôles. De ces rôles sociaux, deux classes de comportements confèrent des avantages à d'autres membres du groupe : les interactions affiliatives avec les jeunes (jeu et toilettage) et la défense de territoire (interactions agonistiques intergroupes et marquage de territoire). Les individus diffèrent de façon constante dans leurs efforts de coopération sociale, mais ne se spécialisent pas dans l'une ou dans l'autre des classes de comportements. Les différences de degré d'implication des individus dans les rôles sociaux pourrait résulter des options d'histoire de vie qui s'offrent aux individus subalternes dans les groupes à reproduction coopérative soit : 1) rester dans son groupe d'origine et assister les individus dominants ou 2) se disperser et tenter de se reproduire dans un autre groupe.

Mots-Clés : Reproduction coopérative, interactions sociales, dominance, coopération sociale, spécialisation, rôle social, *Marmota marmota*.

Introduction générale

Les interactions sociales sont à la base du concept éthologique de la structure sociale de Hinde (1976), qui a été fréquemment cité depuis trente ans (Whitehead 2008). Le concept consiste en un schéma divisé en trois niveaux : 1) interactions (une interaction implique deux individus et un type de comportement), 2) relations (une relation implique une série d'interactions entre deux individus), 3) structure sociale. En travaillant sur ces trois niveaux, il est possible d'étudier les sociétés animales des plus simples aux plus complexes. L'analyse du premier niveau met l'accent sur le type et la qualité des interactions entre individus et permet de définir le deuxième niveau des relations entretenues entre toutes les dyades d'un groupe. Enfin, la structure sociale est décrite à partir de la nature, de la qualité et du patron des relations entre les individus du groupe.

Selon le concept de Hinde (1976), il existe une influence descendante aussi bien qu'ascendante entre les trois niveaux de mesures sociales. La structure sociale peut donc influencer autant les relations que les interactions et vice versa. La somme des relations dans un groupe façonne la structure d'un réseau social où sont représentés les individus et leurs relations (Croft *et al.* 2008). Wey *et al.* (2008) soulignent que les mesures traditionnelles de la complexité sociale (dimension du groupe, système de reproduction) donnent une mesure indirecte des relations entre individus et considèrent que l'effet de tous les individus est homogène. L'analyse de réseaux sociaux permet d'identifier et de quantifier des attributs spécifiques de l'environnement social de chaque individu, des relations et de la structure sociale (Croft *et al.* 2008; Wey *et al.* 2008). La structure des réseaux sociaux joue un rôle clef dans la survie des juvéniles, l'émergence et la maintenance de comportements coopératifs et l'apprentissage social (Flack *et al.* 2006).

Par ailleurs, les interactions ne sont pas les seules mesures pouvant servir à établir le réseau social d'un groupe. En effet, il est possible d'utiliser un indice d'association plutôt que le taux d'interactions pour décrire les relations dans un groupe. L'indice d'association est basé sur la proximité spatiale des individus ou la présence simultanée de deux individus dans une unité dans un moment donné (Whitehead 2008). Cette approche s'avère avantageuse lorsque les

interactions sont rares ou sont difficiles à observer ou encore lorsqu'on veut mesurer le patron de proximité et d'évitement entre les individus (Whitehead 2008).

L'analyse de réseau social permet d'obtenir des mesures quantitatives des comportements sociaux, tant au niveau individuel qu'au niveau du groupe. À titre d'exemple, la mesure du degré, la somme des liens entretenus par un individu avec les individus de sa population, est la plus pertinente lorsqu'on veut déterminer l'importance des individus dans leur réseau (Barthélemy *et al.* 2005). La moyenne des degrés des individus d'un groupe permet d'estimer le niveau de cohésion de cette unité sociale (Whitehead 2008).

Le rôle des individus

L'importance des membres dans un groupe peut varier considérablement d'un individu à l'autre et cette différence peut avoir un effet sur la structure sociale (Lusseau 2003; Lusseau et Newman 2004; Flack *et al.* 2006). Dans une analyse de réseau social, les mesures individuelles de centralité (ex. le degré) permettent d'établir l'importance relative de chaque individu dans leur groupe (Barthélemy *et al.* 2005; Wey *et al.* 2008; Whitehead 2008; Croft *et al.* 2008). Les individus centraux favorisent, par exemple, le débit d'informations ou la propagation des infections contagieuses (Whitehead 2008; Kilduff et Krackhardt 2008). Les caractéristiques individuelles telles l'âge, le sexe et la personnalité peuvent influencer le rôle d'un individu sur son réseau (Whitehead 2008; Pike *et al.* 2008). Le concept de Hinde (1976) permet la généralisation des interactions entre deux individus à des interactions entre deux classes d'individus. Il est ainsi possible d'enrichir l'analyse en classifiant les individus selon leurs caractéristiques physiques (ex. : sexe, âge, taille), physiologiques (ex. : niveau d'hormone androgène) et comportementales (ex. : personnalité) (Whitehead 2008).

Le rôle du contexte social

La composition des groupes est susceptible d'avoir un effet important sur les mesures individuelles comme les degrés sortant et entrant dans les interactions sociales puisque les interactions entre individus ne sont pas initiées aléatoirement. Par exemple, chez les suricates (*Suricata suricatta*), le nombre d'individus subalternes module la compétition intrasexuelle et les interactions d'agressions et de soumissions entre les individus à l'intérieur de groupes

sociaux (Kutsukake et Clutton-Brock 2008). Dans ce contexte de reproduction coopérative, les degrés d'un individu dominant dans les réseaux sociaux basés sur les différents types d'interactions devraient dépendre du nombre de subalternes du même sexe qui rivalisent pour l'accès au statut de reproducteur. L'utilisation des mesures de réseaux sociaux tels le degré dans les interactions sociales ne devrait donc pas se faire sans une bonne connaissance de la composition des groupes et de la hiérarchie qui les caractérise, du moins lorsqu'on compare des réseaux sociaux qui impliquent des individus différents (Croft *et al.* 2008).

Spécialisation sociale des individus

Certains individus sont appelés à jouer un rôle spécifique dans leur groupe. Par exemple, Flack *et al.* (2006) ont observé que la structure sociale des groupes chez le macaque (*Macaca nemestrina*) devenait moins cohésive après le retrait expérimental d'individus qui jouent un rôle de « policier ». McComb *et al.* (2001) note que chez les éléphants africains (*Loxodonta africana*), l'expérience de la matriache détermine la réponse sociale appropriée devant un risque potentiel. Ces recherches démontrent qu'il peut y avoir une variété de niches sociales à l'intérieur des groupes. Dans un contexte de reproduction coopérative, Arnold *et al.* (2005) ont observé la coexistence d'individus spécialisés dans l'approvisionnement en nourriture des poussins ou dans la défense des poussins contre les prédateurs chez le méliphage bruyant (*Manorina melanocephala*). Ils soulignent que bien que certains individus se spécialisent dans un rôle social particulier, certains méliphages se comportent plutôt comme des généralistes. Les groupes résulteraient donc un amalgame d'individus spécialistes et généralistes. Le même phénomène est observé chez les Cichlidées de Tanganyika (*Neolamprologus pulcher*) par Bergmüller et Taborsky (2007). Ils rapportent que les individus plus agressifs se spécialisent dans la défense du territoire, alors que les individus plus explorateurs s'investissent davantage dans l'entretien du territoire. Ces résultats donnent une nouvelle perspective pour l'étude des comportements sociaux à l'intérieur des groupes à reproduction coopérative. En effet, la spécialisation sociale des individus pourrait jouer un rôle dans les interactions impliquant les dominants du groupe. Ceux-ci pourraient manipuler la proportion d'assistants de différents types pour balancer la division des tâches. La nature des relations dyadiques pourrait donc être fortement influencée par la spécialisation des individus.

Modèle d'étude : la marmotte alpine

Les marmottes alpines se distinguent des autres espèces du genre *Marmota* par leur haut niveau de sociabilité et leur système de reproduction coopératif (Blumstein et Armitage 1999). Ce Sciuridé occupe un territoire en groupe familial de 2 à 20 individus, dont un couple dominant reproducteur, des subalternes adultes et des jeunes de cohortes subséquentes (Perrin *et al.* 1993). La maturité sexuelle est atteinte au cours du troisième été à l'âge de deux ans (Arnold 1990a), mais les mâles et les femelles, qui ne présentent pas de dimorphisme sexuel, atteignent la taille adulte seulement à l'âge de trois ans. Les jeunes se dispersent de leur groupe d'origine à l'âge de 3 ans ou de 4 ans (Arnold 1990a). Toute fois, certains demeurent dans le groupe et héritent du statut de reproducteur, une fois le parent de même sexe disparu. Les membres des groupes familiaux entretiennent un réseau de terriers durant la période d'activité estivale et partagent un hibernaculum lors de l'hibernation (Arnold 1990b).

Les subalternes mâles sont considérés comme une classe d'individus, dits assistants, qui est particulière aux groupes à reproduction coopérative (Salomon et French 1997). En effet, ces assistants se distinguent par trois caractéristiques : (1) leur dispersion est retardée au-delà de la maturité sexuelle à l'âge de deux ans en moyenne; (2) leur reproduction est généralement inhibée par le mâle dominant reproducteur; et (3) ils participent à la thermorégulation sociale durant la saison d'hibernation, ce qui contribue à la survie des juvéniles (Arnold 1990a; Blumstein et Armitage 1999). Les conditions hivernales qui prévalent pendant presque la moitié de l'année seraient un facteur important dans l'évolution des marmottes alpines vers un mode de reproduction coopératif (Armitage 1999; Grimm *et al.* 2003). Néanmoins, la principale cause de mortalité chez les jeunes serait liée à des facteurs sociaux plutôt qu'environnementaux (Farand *et al.* 2002, King et Allainé 2002).

Si un nombre important d'assistants est bénéfique pour le succès reproducteur actuel du couple dominant, il est défavorable à la reproduction future en augmentant les risques d'éviction du mâle dominant (Allainé et Theuriau 2004). La menace d'éviction du mâle dominant ne serait pas la seule menace provoquée par la présence d'assistants dans le groupe. En effet, des études ont démontré que 33 % des portées sont issues de paternité extra-couple (Cohas *et al.* 2006). Des mâles satellites ou subordonnés profiteraient de l'absence du mâle

dominant pour copuler avec la femelle dominante. La reproduction extra-conjugale se traduit par une réduction de la consanguinité, une augmentation de la diversité génétique et d'un taux de survie plus favorable de juvéniles (Cohas *et al.* 2007).

Les couples reproducteurs produisent généralement des portées tous les deux ans, bien que cette règle ne soit pas stricte. Le nombre de jeunes par portée varie entre un et sept (Allainé *et al.* 2000), alors que le sexe ratio peut varier en faveur des mâles selon les conditions sociales du groupe. En effet, Allainé (2004) rapporte que dans les groupes sans assistants, les mères n'ajustent pas le nombre de jeunes, mais elles produisent plus de mâles que les mères qui bénéficient d'assistants dans leur groupe.

Les objectifs

L'objectif principal de cette recherche est de déterminer le rôle des individus dans les interactions sociales à l'intérieur de leur groupe chez la marmotte alpine. Cet objectif se divise en deux parties. Dans un premier temps, nous avons étudié l'importance relative des variables individuelles (l'âge, le sexe et le rang de dominance) sur les comportements sociaux. Nous avons mesuré les degrés sortants et entrants des individus dans les interactions sociales, le degré d'association entre individus et le marquage jugal comme indices du réseau social. Il est également nécessaire de prendre en compte l'effet des caractéristiques sociales sur le réseau social du groupe. Nous avons donc inclus le nombre de subalternes, de jeunes d'un an et de juvéniles dans le groupe, la rapport des sexes chez les individus matures et le nombre de groupes voisins dans mes analyses des différences de réseaux entre groupes. Ensuite, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les individus adultes du groupe se spécialisent dans des tâches sociales coopératives (attention portée aux jeunes et maintien du territoire).

Chapitre 1

**Importance relative des caractéristiques individuelles et du groupe
sur le rôle social des individus chez la marmotte alpine (*Marmota
marmota*).**

Résumé

L'organisation sociale des marmottes alpines (*Marmota marmota*) est l'une des plus complexes de ce genre de rongeur. Toutes les caractéristiques des groupes à reproduction coopérative sont retrouvées chez cette espèce : la dispersion des individus assistants est retardée après la maturité sexuelle, leur reproduction est généralement inhibée et leur présence dans le groupe améliore la reproduction des individus dominants. Par ses interactions et ses comportements sociaux (ex. marquage de territoire) chaque individu pourrait jouer un rôle particulier dans son groupe. Les caractéristiques individuelles et du groupe auraient donc une influence sur l'implication de chaque individu dans les différents types d'interactions sociales. L'objectif de cette étude est de déterminer l'importance relative des variables individuelles et des variables liées à la composition des groupes dans le rôle individuel des marmottes alpines sur leur environnement social. Nous avons analysé comment les paramètres du réseau social (degrés sortant et entrant dans les interactions sociales, degré dans les associations sociales et fréquence du marquage jugal) étaient affectés par des variables individuelles (sexe, âge et rang de dominance) et sociales (nombre de subalternes, de jeunes d'un an et de juvéniles, proportion de mâles matures et nombre de groupes voisins). Nous avons réalisé ces analyses avec un modèle mixte Bayésien prenant en compte l'identité des individus en effet aléatoire. Les variables de groupes n'expliquaient pas les différences dans les degrés dans les interactions agonistiques inter et intragroupes, alors que les variables individuelles (l'âge-statut) déterminaient la participation des individus dans les degrés entrants dans les interactions intergroupes et sortants dans les interactions intragroupes. Dans les interactions non-agressives, les caractéristiques individuelles et du groupe influencent le degré sortant, tandis que les variables individuelles influencent le degré entrant. C'est, toutefois, l'inverse dans les interactions de jeu. Les degrés d'association et la fréquence de marquage sont influencés respectivement par les variables de groupe et les variables individuelles. Les individus peuvent s'investir dans plusieurs rôles sociaux (ex. défense du territoire, inhibition de la reproduction et expulsion des subalternes et/ou cohésion sociale), toutefois l'importance relative de leurs caractéristiques individuelles et de leur groupe varie en fonction du type d'interaction initiée pour jouer ce rôle social.

Mots-clés : Reproduction coopérative, interactions sociales, *Marmota marmota*, rôle social, dominance.

1.1 Introduction

Dans une revue sur la reproduction coopérative chez le genre marmotte (*Marmota* spp.), Blumstein et Armitage (1999) suggèrent que les 14 espèces de marmottes sont un excellent taxon pour l'étude de l'évolution de ce système social puisqu'elles présentent un gradient d'organisation sociale allant d'espèces solitaires vers des espèces sociales (voir aussi

Armitage 1999). Chez les espèces à reproduction coopérative, un ou plusieurs membres d'un groupe fournissent des soins parentaux à des jeunes qui ne sont pas les leurs (Stacey et Koenig 1990; Solomon et French 1997). Trois caractéristiques de ces individus subalternes, dits assistants, attirent l'attention : 1) leur dispersion est retardée après la maturité sexuelle ; 2) leur reproduction est généralement inhibée par l'individu dominant de même sexe ; et 3) leur présence dans le groupe est bénéfique à la reproduction des individus dominants (Stacey et Koenig 1990; Solomon et French 1997).

Chaque interaction sociale a une fonction dans le système de reproduction coopérative et module la dynamique des groupes. Premièrement, la dispersion d'un subalterne peut être précédée par une fréquence élevée d'interactions agonistiques de la part du dominant (Perrin *et al.* 1993a; Clutton-Brock *et al.* 1998). Deuxièmement, l'inhibition de la reproduction d'un subalterne est souvent associée à des agressions du dominant de même sexe (French 1997; Arnold et Dittami 1997). Troisièmement, selon la théorie du marché biologique (« *biological market theory* ») les individus échangent des services, comme le toilettage, en retour de commodités comme l'accès à un territoire (Barrett *et al.* 1999; Port *et al.* 2009). Les services rendus et la demande sont déterminants dans la coopération et le choix des partenaires (Noë et Hammerstein 1994). L'étude du type, de la fréquence et de la durée des interactions sociales dans lesquelles est impliqué un individu permettra donc de mieux comprendre le rôle social qu'il occupe dans son groupe (Whitehead 2008). Certains facteurs intrinsèques à l'individu (ex. : sexe, âge, rang de dominance, ou condition physique) ou reflétant l'environnement social d'un individu (ex. : structure d'âge et de sexe du groupe, nombre de groupes voisins) peuvent affecter la fréquence d'émission ou de réception des interactions sociales (Croft *et al.* 2008).

La notion d'asymétrie dans les interactions sociales évoque l'importance de leur directionnalité dans le rôle social des individus impliqués (Wey *et al.* 2008). À partir d'observations d'interactions dont on connaît l'initiateur et le receveur, il est possible de mesurer le degré de chaque individu, c'est-à-dire son importance dans les interactions, initiées et reçues, au sein d'un groupe (Wey *et al.* 2008; Whitehead 2008; Croft *et al.* 2008). Le degré sortant est la somme des interactions initiées par un individu pour un type d'interaction

donné. À l'inverse, le degré entrant correspond à la somme des interactions dirigées vers un individu.

Chez la marmotte alpine (*Marmota marmota*), la fonction de chacun des comportements sociaux n'est pas précisément définie (Perrin *et al.* 1993a). Ces auteurs décrivent quatre types d'interactions sociales, à savoir : les interactions affiliatives de toilettage et de jeu, les interactions de reconnaissance et les interactions agonistiques. Les interactions sociales se produisent généralement entre membres du même groupe, à l'exception des interactions agonistiques qui sont aussi souvent observées entre individus de groupes voisins (Barash, 1973, observe le même patron chez *Marmota Olympus*). Il est donc possible d'analyser 12 variables, incluant les degrés sortant et entrant pour trois types d'interactions non agressives (jeu, toilettage et reconnaissance) et degrés sortant et entrant pour deux types d'interactions agonistiques (intra et intergroupes), la fréquence des marquages de territoire, ainsi que le degré d'association. La première étape pour une étude des relations et de la structure sociale est donc d'analyser les effets de différentes caractéristiques individuelles ou de l'environnement social qui peuvent affecter les interactions interindividuelles.

Dans cette étude, nous analysons l'importance relative des variables individuelles (ex. âge, sexe et rang de dominance) par rapport aux variables reliées à la composition des groupes (ex. nombre de subalternes et d'individus immatures, rapport des sexes) sur le rôle social individuel chez la marmotte alpine. Chacune des 12 variables sociales présentées ci-dessus a été soumise à un modèle mixte Bayésien incluant différentes variables indépendantes individuelles et caractéristiques du groupe observé. Perrin *et al.* (1993a) observent une variation de la participation des individus dans les différents types d'interactions sociales en fonction de leur classe de sexe-âges chez les membres de trois groupes sociaux de marmottes alpines. Nous nous attendons à observer un effet du sexe et de l'âge sur la plupart des interactions analysées.

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer la fonction évolutive du jeu (Bekoff et Byers 1998). Cependant, dans le contexte des marmottes, une hypothèse retient particulièrement notre attention : le jeu aurait pour rôle de permettre le développement moteur des jeunes et la maturation de comportements préparant l'instauration de la hiérarchie

entre individus. On s'attend donc à ce que les individus immatures participent plus aux interactions de jeu que les individus matures (Perrin *et al.* 1993a) ou qu'ils en soient plus souvent les initiateurs. Cependant, le jeu est une des activités auxquelles les assistants pourraient participer dans le cadre de la reproduction coopérative (voir chapitre 2). Nous nous attendons donc à ce que la fréquence de jeu change avec la composition en juvéniles et en subalternes dans le groupe.

Le toilettage aurait une mesure d'apaisement et de renforcement des liens entre individus (Whitehead 2008). Par le toilettage, les individus augmenteraient la cohésion sociale en améliorant la qualité de leurs liens dans le groupe (Romero *et al.* 2008), prodigueraient des soins hygiéniques aux jeunes (Mateo 2007), ou montreraient leur soumission à un dominant (Armitage 1973; Perrin *et al.* 1993a). Chez les primates, le toilettage est plus fréquemment dirigé des subordonnés vers des dominants (Schino 2006). Chez les suricates (*Suricata suricatta*), il est le type d'interaction le plus commun et le plus symétrique entre les individus dominants, tandis qu'il est asymétrique entre les dominants et les subalternes (Kutsukake et Clutton-Brock 2006). On s'attendrait donc à ce que le toilettage soit plus souvent émis par les subordonnées vers des individus de plus haut rang social.

Dans son ouvrage de synthèse sur les marmottes, Barash (1989) suggère que les interactions de reconnaissance et les interactions agonistiques font parties d'un même continuum qui représente le niveau d'agitation sociale et le long duquel les interactions de reconnaissance se transforment en interactions agonistiques lorsque la tension est élevée entre les individus. Il note que des degrés de reconnaissance élevés semblent corrélés avec une plus forte intensité dans les interactions sociales, sans égard à l'état motivationnel de l'individu concerné. Il prévient qu'il peut être inapproprié d'estimer la motivation des individus à partir de leur degré sortant dans les interactions de reconnaissance parce que ce type d'interaction pourrait être injustement classé dans les interactions affiliatives. Parallèlement, Perrin *et al.* (1993a) proposent que le flairage des zones de production d'odeur de conspécifiques, comme les joues ou la zone ano-génitale, permet d'identifier les individus et d'évaluer leur état hormonal (ex. agressivité, tension, reproduction). Dans ces deux hypothèses, il semble que l'incertitude dans la relation sociale qu'entretiennent deux individus joue donc un rôle sur la fréquence de reconnaissance observée. Colmenares et Silveira (2008) suggèrent que les

interactions de reconnaissance refléteraient un haut niveau d'insécurité dans la relation entre deux individus. Chez les babouins hamadryas (*Papio hamadryas*) qu'ils ont observés, les comportements de reconnaissance serviraient à estimer l'attitude d'un opposant après un conflit et la possibilité de rétablir la relation. Allainé et Theuriau (2004) notent que la persistance des mâles dominants en tant qu'individu reproducteur du groupe diminue en fonction du nombre d'assistants dans le groupe. La hiérarchie dans ces groupes où les assistants sont nombreux pourrait engendrer plus d'incertitude dans les relations sociales des individus. Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que la taille du groupe aura un effet positif sur les degrés entrant et sortant de reconnaissance.

Les interactions agonistiques entre les membres d'un groupe mènent à la formation d'une hiérarchie (Landau 1951, voir aussi Gammell *et al.* 2003). Ces interactions seraient causées par la compétition pour les ressources entre membres du groupe qui limite le nombre de reproducteurs potentiels dans le groupe (Landau 1951). Par exemple, chez les suricates, le nombre de subalternes module la compétition intrasexuelle et les interactions agonistiques entre les individus à l'intérieur de groupes sociaux (Kutsukake et Clutton-Brock 2008). De plus, par les interactions qu'ils émettent sur les subordonnés, les dominants exercent une pression qui peut avoir d'importantes conséquences sociales. Arnold et Dittami (1997) suggèrent que les interactions entre membres du même groupe, chez la marmotte alpine durant la période de reproduction, reflètent les efforts des dominants pour inhiber sélectivement la reproduction des subalternes. Les interactions agonistiques auraient aussi un effet sur le gain de poids durant l'été, la perte de poids durant l'hiver et le développement des gonades au printemps. Ainsi, l'utilisation de comportements agressifs pour inhiber la reproduction des subalternes ne serait pas exclusivement réservée à la période de reproduction. Perrin *et al.* (1993a) notent également une absence de comportement agressif entre les juvéniles, ce qui pourrait révéler une absence de compétition pour les ressources dans cette catégorie d'âge ou que le rapport coût/bénéfice associé aux comportements agressifs sur les juvéniles est trop élevé pour les individus dominants. A l'inverse, les agressions entre juvéniles peuvent survenir chez des espèces comme les suricates, où la compétition est forte pour l'accès aux meilleurs individus assistants (Hodge *et al.* 2007). Le risque de blessures inhérent à ce type d'interaction (Arnold et Dittami 1997), devrait

contraindre les individus à considérer leur force ainsi que celle de leur adversaire avant d'initier une interaction. Nous devrions alors observer que les interactions agonistiques intragroupes sont initiées par des individus dominants vers des individus subalternes.

Un autre effet des interactions agonistiques serait de réguler la taille du groupe. Perrin *et al.* (1993a) suggèrent aussi que les mâles adultes dominants pourraient avoir un rôle dans la dispersion des subalternes. Ils ont observé deux cas de dispersion qui ont suivi de multiples épisodes d'agressions du mâle dominant dirigé vers des individus âgés de deux ans. Si les individus dominants peuvent inciter certains subalternes à quitter le groupe, ils pourraient aussi jouer un rôle dans leur rétention. Lazaro-Perea *et al.* (2003) suggèrent que par le biais de toilettage mutuel, les femelles reproductrices ouistiti du Nordeste (*Callithrix jacchus*) pourraient inciter les femelles non reproductrices à demeurer dans le groupe plutôt qu'à se disperser. Nous devrions montrer que les marmottes adultes subalternes reçoivent le plus d'interactions agonistiques (degré entrant) de la part des dominants. De plus, selon les résultats d'Arnold et Dittami (1997), le degré sortant des mâles adultes dominants devrait augmenter en fonction du nombre de mâles subalternes sexuellement matures présents dans le groupe.

Enfin, Perrin *et al.* (1993a) suggèrent que le niveau de familiarité entre les individus du groupe entraîne une différence de la fréquence des interactions agonistiques d'un groupe à l'autre. De même, Arnold et Dittami (1997) observent que les blessures causées par les agressions des mâles dominants sont plus fréquentes chez les subalternes non-apparentés que chez les subalternes apparentés. Comme nous n'avons que deux années de données pour l'instant, et aucune donnée sur les relations d'apparentement entre les individus d'un groupe, il sera impossible de tester cette hypothèse.

Les interactions agonistiques sont plus fréquemment observées entre individus de groupes différents qu'entre membres du même groupe (Perrin *et al.* 1993a). Les interactions agonistiques intergroupes se produisent généralement dans les zones de chevauchement des territoires entre groupes voisins et elles semblent avoir une fonction de défense du territoire (Perrin *et al.* 1993b). Les interactions agonistiques intergroupes ne devraient pas être dirigées sélectivement vers des individus particuliers, mais plutôt vers tous les individus étrangers qui

empiéteraient sur le territoire d'un autre groupe. Ainsi, nous prédisons que le degré sortant et le degré entrant des individus dans les interactions agonistiques intergroupes seront influencés par les variables de groupe plutôt que par les variables individuelles.

Autre phénomène important des relations entre groupes voisins, les individus peuvent signaler leur présence sur un territoire en le marquant de leur odeur. Chez la marmotte alpine, le marquage du territoire par frottement des glandes temporales, appelé marquage jugal, est pratiqué généralement près du terrier et le long des limites du territoire (Bel *et al.* 1995). Gosling (1982) propose que le marquage de territoire a plus d'une fonction. Notamment, il devrait être fréquent chez les individus en bonne condition physique, ce qui devrait dissuader les individus étrangers d'entrer sur leur territoire. Le résultat serait une baisse des interactions agonistiques entre les individus de groupes voisins. Bel *et al.* (1999) ont observé que les marmottes marquaient plus abondamment un substrat portant l'odeur d'un individu étranger, ce qui démontre l'importance du marquage dans la défense du territoire. Ils concluent que le marquage est utilisé dans la signalisation de l'occupation des terriers principaux (Bel *et al.* 1999). Le marquage jugal pourrait donc avoir une importance capitale dans les interactions sociales et l'utilisation du territoire chez la marmotte alpine. Nous nous attendons à ce que seuls les adultes, et parmi le couple de dominants, marquent le territoire. En l'absence de dimorphisme sexuel chez la marmotte alpine, il est possible que les deux sexes participent au marquage jugal. Nous supposons également que le marquage sera affecté par l'importance de la compétition intergroupe mesurée à l'aide du nombre de groupes voisins d'un groupe donné.

L'utilisation du territoire par les individus du groupe peut influencer la fréquence de leurs interactions sociales (Whitehead 2008). Perrin *et al.* (1993a) notent une augmentation des interactions de reconnaissance et amicales à la fin de la saison d'activité (après la mi-septembre). Cette recrudescence d'activité sociale correspond à une diminution du domaine vital du groupe à cette période, la proximité des individus favorisant les interactions. L'étude des patrons de proximité entre individus permet donc d'estimer les chances d'interactions sociales et de mieux comprendre les raisons des changements saisonniers des comportements sociaux (Whitehead 2008). De plus, les patrons d'association entre individus ne sont pas nécessairement aléatoires. Un individu peut s'associer préférentiellement à certains individus,

alors qu'il peut en éviter d'autres. Par exemple, Wakefield (2008) a observé que les femelles chimpanzés (*Pan troglodytes*) évitent la compétition pour les ressources alimentaires en s'associant préférentiellement avec un petit groupe d'individus. La formation de clique dans cette espèce serait favorisée par une fréquence élevée d'interaction de toilettage entre les membres associés (Wakefield 2008).

1.2 Matériels et méthodes

1.2.1 Population et lieu d'étude

Les interactions et les associations entre 94 marmottes alpines marquées ont été observées au cours des étés 2008 et 2009 à Orvieilles (alt. 2165m), dans le Parc National du Grand Paradis, en Italie (45°N 7°E). Les individus ont été capturés à l'aide de cages Tomahawk à doubles ouvertures placées à proximité des terriers des groupes visés. Les marmottes étaient appâtées avec de la salade et des granulés pour chevaux. Le marquage est réalisé par implantation sous-cutanée d'une puce électronique pour l'identification à long terme, de la pose d'oreillettes de couleurs vives aux deux oreilles et de teinture du pelage temporaire et non toxique, pour l'identification rapide à une distance allant jusqu'à 350 mètres. Les individus capturés ont été pesés et mesurés (longueur totale du corps, circonférence au thorax, longueur du pied droit arrière, longueur de la queue et distance uroanale). Le sexe des individus est déterminé en fonction de la distance uroanale (Zélenka 1965). Les mesures corporelles permettent de distinguer quatre classes d'âge : les adultes (≥ 3 ans), jeunes matures (2 ans), jeunes immatures (1 an) et les juvéniles. La maturité sexuelle est atteinte à l'âge de deux ans, alors que la taille adulte est atteinte seulement à l'âge de 3 ans.

Les individus sont considérés appartenir au même groupe lorsqu'ils partagent le même réseau de terrier (qui comprend l'hibernaculum, le terrier où les marmottes dorment et où les jeunes naissent) et le même domaine vital (Arnold 1990a; Blumstein et Arnold 1998; Blumstein et Armitage 1999). En bref, 22 groupes-année ont été étudiés soit 11 groupes par année. Les changements démographiques ont entraîné la transformation de la plupart des groupes entre les étés 2008 et 2009. En outre, un groupe observé en 2008 a complètement disparu en 2009,

pour être remplacé par un groupe nouvellement formé. La disparition d'individus dominants a mené à la fusion de deux groupes à l'été 2009. Un groupe a été ajouté par l'équipe en 2009 pour remplacer le groupe perdu lors de cette fusion.

1.2.2 Observation en milieu naturel

Les interactions et les associations entre les marmottes étaient notées lors de deux types d'observations standardisées pratiquées par une personne seule équipée de jumelles graduées 10 X 40, un laser optique de mesures de distances et d'une lunette d'observation 60 X 88. La grille horaire est séparée en 23 plages d'une heure entre 7 h et 18 h 30. Chacune des périodes d'observations durait une heure et débutait au commencement d'une des 23 plages. Pour chacun des groupes observés, les observations étaient réparties uniformément dans les plages horaires durant toute une saison d'observation. Durant l'été, les observations sur un groupe cessaient si ses membres perdaient leurs marques et n'étaient plus identifiables à distance. Certains groupes avaient un domaine vital qui rendait difficile leur observation et ont été exclus de l'étude.

Chaque période d'observation comprend 12 enregistrements (un toutes les 5 minutes) lors desquels les associations entre individus étaient mesurées à partir de la distance qui les séparait. Une association était notée lorsque deux marmottes étaient situées à moins de 5 mètres l'une de l'autre. Une marmotte pouvait être associée à plus d'une marmotte lors d'un enregistrement. Les marmottes seules, à plus de 5 mètres d'une autre marmotte, étaient aussi notées. Les marmottes qui n'étaient pas observables (dans le terrier ou cachée) n'étaient pas considérées.

Les interactions sociales entre individus et les événements de marquages étaient notés de manière systématique durant les périodes d'observations d'une heure. Les interactions étaient divisées en quatre groupes : agonistiques, jeux, toilettages mutuels et identifications. Une interaction débutait quand deux individus entraient en contact et adoptaient l'un des comportements décrits ci-dessous. Les interactions sociales étaient qualifiées à l'aide d'un code binaire présenté dans l'appendice A. Elle prenait fin lorsque les deux individus se

séparaient ou changeaient de comportement (autre interaction, recherche de nourriture, retour au terrier, etc.).

Du 13 mai 2008 au 11 septembre 2008, 179 heures d'observation des interactions sociales et de 178 heures d'observation des associations ont été effectuées. Pour l'année 2009, les observations se sont déroulées du 26 mai au 12 septembre. Le nombre d'heures d'observation pour cette période s'élève à 257 et de 252 pour les interactions sociales et les associations, respectivement. Aucune observation n'a été pratiquée durant la période de reproduction puisque la majorité des marmottes n'étaient pas capturées à ce moment de l'année (mi-avril au début mai) et parce que les sites d'observation n'étaient pas tous accessibles à cause de la neige et des risques d'avalanche.

1.2.3 Description des interactions sociales

Interactions agonistiques. Elles se caractérisent par un comportement agressif (morsures, coups de patte (griffe), cris, poursuites) d'une ou des deux marmottes impliquées. Les mouvements de la queue sont souvent observés durant les interactions agonistiques. Le vainqueur domine son adversaire lorsqu'il le renverse sur le dos (suivi de morsures, coups de patte, cris ou menaces des dents) ou le chasse. Une interaction agonistique plus passive peut survenir entre deux individus. Chacun des antagonistes bat de la queue dans le but possible d'impressionner son adversaire. À l'issue de ce genre d'affrontement, la première marmotte qui part est considérée perdante.

Jeux. Il se distingue des interactions agonistiques par l'absence de morsures, de coup de patte, de cris ou de poursuites. Le jeu consiste principalement en une lutte entre deux individus qui se lèvent sur leurs pattes arrière et se poussent mutuellement avec leurs pattes avant (Barash 1989). Le jeu est essentiellement un jeu de combat.

Toilettages. Une marmotte (la toiletteuse) gratte avec ses dents ou ses pattes le pelage d'une autre marmotte (la toilettée). Lorsque le toilettage est réciproque, deux interactions sont comptabilisées.

Reconnaissance (« greeting »). Une marmotte touche avec son museau une partie du corps d'une autre marmotte (sans gratter avec ses dents). L'interaction ne dure généralement qu'une seconde ou deux et peut être réciproque (une seule interaction comptabilisée).

1.2.4 Méthodes statistiques

La nature directionnelle des interactions (l'acteur engage une interaction vers le récepteur) permet d'obtenir deux mesures par individu pour chaque type d'interaction. Ainsi, le degré sortant (le ratio d'interactions initiées par l'animal focal) et le degré entrant (le ratio d'interactions dirigées vers l'animal focal) sont mesurés pour tous les individus. Le degré des interactions est calculé de la façon suivante :

$$\text{Degré}_i = \sum (\alpha_{ij} / \text{minimum} (h_i, h_j))$$

Où α_{ij} est le nombre d'interactions initiées par l'individu i vers l'individu j et où $\text{minimum} (h_i, h_j)$ signifie le nombre d'heures minimum durant lequel une dyade a été observée, ce qui permet de ne pas sous-estimer le ratio d'interaction dans une dyade où l'un des individus serait disparu (ex. mortalité) pendant la saison d'observation. Les interactions agonistiques sont divisées en deux catégories intragroupe et intergroupe. À ces dix mesures, s'ajoutent le degré basé sur le patron d'association de chaque individu et leur fréquence de marquage jugal. Le degré d'association est la somme de tous les liens qu'entretient un individu.

Les effets de variables intrinsèques à l'individu (sexe; âge ou rang de dominance étant fortement corrélé nous n'avons utilisé qu'un seul des deux indices ; l'interaction entre ces deux facteurs) et de variables liées à la composition du groupe (nombre de subalternes, de jeunes d'un an et de juvéniles, le sexe ratio chez les individus matures et nombre de groupes voisins) ont été vérifiés sur les douze mesures de comportements sociaux à l'aide de modèles mixtes Bayésiens. Les variables aléatoires, année, groupe et identité de l'individu, ont été introduites dans chaque modèle. Notre but étant de tester l'effet des variables individuelles ou de groupe sur les comportements sociaux nous ne présenterons pas les estimations de composantes de variance des effets aléatoires ici. Dans les modèles sur les interactions agonistiques et le marquage de territoire, les juvéniles ont été retirés parce qu'ils ne sont jamais impliqués dans ce genre d'interactions.

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Development Core Team 2009) et la librairie « MCMCglmm ». Nous utilisons une distribution antérieure non-informative dans ces modèles. La chaîne de Markov comptait 5 005 000 itérations où les 5 000 premières étaient retranchées pour permettre la convergence du modèle. Le calcul de la distribution postérieure était fait en prenant une itération toutes les 2 500. La distribution n'est pas spécifiée dans le modèle (i.e. « family = NULL ») comme le suggère Hadfield (2010) parce que les variables utilisées dans le modèle ont des types de distributions diverses.

Des corrélations de rang de Spearman (33 au total) entre les 12 mesures de comportements sociaux ont été produites. L'utilisation de la méthode de Spearman était nécessaire puisque les données ne respectaient pas la loi normale. La valeur de p des corrélations était ajustée à l'aide de la méthode de Holm disponible dans la fonction « p.adjust » de R (Holm 1979). Cet ajustement permet de réduire le problème des comparaisons multiples qui porte à rejeter trop facilement l'hypothèse nulle lorsque plusieurs corrélations indépendantes impliquant les mêmes variables sont mesurées. Les corrélations qui présentaient une valeur de p ajustée inférieure à 0.05 étaient considérées significatives.

1.3 Résultats

1.3.1 Les interactions de jeu

Les individus physiquement immatures (2 ans, 1 an et juvéniles) initiaient significativement plus d'interactions de jeu que les autres classes d'âges (Tableau 1). Le nombre de groupes voisins avait un effet positif sur le degré sortant des individus. Le sexe, le nombre de subalternes, d'individus d'un an et juvéniles et la proportion de mâles matures n'avaient pas d'effet sur le degré sortant dans le jeu. Le degré entrant des individus de 1 an et de 2 ans était significativement plus élevé que celui des adultes dominants. Le nombre de subalternes dans le groupe et le nombre de groupes voisins avaient respectivement un effet négatif et positif significatif sur le degré entrant de ces membres. Le sexe des individus, le nombre de jeune de 1 an et de juvénile et la proportion de mâles matures dans le groupe n'avaient pas d'effet sur le degré entrant dans les interactions de jeu (Tableau 1).

1.3.2 Les interactions de toilettage

Les individus de 1 an avaient un degré sortant significativement plus élevé que les autres classes d'âge (Tableau 2). Le nombre de jeunes de 1 an dans le groupe avait un effet négatif significatif sur le degré sortant des individus. Le sexe des individus, le nombre de subalternes et de juvéniles dans le groupe, la proportion de mâles matures et le nombre de groupes voisins n'avaient pas d'influence sur le degré sortant dans les interactions de toilettage (Tableau 2). Les individus sexuellement immatures (juvénile et 1 an) avaient un degré entrant significativement plus bas que les autres classes d'âge. Le sexe et les variables de groupe n'avaient pas d'effet sur le degré entrant.

Tableau 1: Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) et des facteurs attribuables à la composition du groupe sur les interactions de jeu (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (Φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.

Effets	Degré sortant		Degré entrant	
	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%
Effets fixes				
Ordonnée à l'origine	-0.18	[-0.63 ; 0.40]	-0.02	[-0.70 ; 0.40]
Sexe (Mâle)	0.05	[-0.06 ; 0.14]	-0.06	[-0.15 ; 0.06]
Âge-statut (adulte-sub)	-0.01	[-0.21 ; 0.23]	0.16	[-0.08 ; 0.34]
Âge-statut (2 ans) Φ	0.25	[0.10 ; 0.42]	0.22	[0.09 ; 0.39]
Âge-statut (1 an) Φ	0.53	[0.43 ; 0.68]	0.32	[0.18 ; 0.44]
Âge-statut (juvénile) Φ	0.22	[0.07 ; 0.37]	0.07	[-0.07 ; 0.22]
Nombre de subalternes Φ	-0.03	[-0.07 ; 0.03]	-0.04	[-0.09 ; -0.003]
Nombre de jeunes de 1 an	-0.07	[-0.20 ; 0.06]	0.007	[-0.11 ; 0.16]
Nombre de juvéniles	0.11	[-0.10 ; 0.30]	0.10	[-0.06 ; 0.36]
Proportion de mâles	-0.04	[-0.59 ; 0.56]	0.13	[-0.44 ; 0.71]
Nombre de gr. voisins Φ	0.07	[0.001 ; 0.16]	0.11	[0.005 ; 0.17]

Tableau 2 : Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) et des facteurs attribuables à la composition du groupe sur les interactions de toilettage (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (Ψ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.

Effets	Degré sortant		Degré entrant	
	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%
Effets fixes				
Ordonnée à l'origine	0.59	[0.13 ; 0.97]	0.66	[0.06 ; 0.97]
Sexe (Mâle)	0.01	[-0.05 ; 0.08]	0.02	[-0.06 ; 0.10]
Âge-statut (adulte-sub)	-0.009	[-0.15 ; 0.14]	-0.10	[-0.24 ; 0.08]
Âge-statut (2 ans)	0.07	[-0.05 ; 0.18]	-0.10	[-0.20 ; 0.04]
Âge-statut (1 an) Ψ	0.16	[0.06 ; 0.24]	-0.18	[-0.28 ; -0.10]
Âge-statut (juvénile) Ψ	0.004	[-0.10 ; 0.09]	-0.20	[-0.31 ; -0.09]
Nombre de subalternes	0.006	[-0.03 ; 0.04]	-0.009	[-0.05 ; 0.03]
Nombre de jeunes de 1 an Ψ	-0.15	[-0.28 ; -0.08]	-0.07	[-0.19 ; 0.03]
Nombre de juvéniles	-0.05	[-0.23 ; 0.08]	-0.03	[-0.19 ; 0.17]
Proportion de mâles	-0.44	[-0.88 ; 0.02]	-0.37	[-0.87 ; 0.13]
Nombre de gr. voisins	-0.03	[-0.09 ; 0.03]	0.03	[-0.06 ; 0.08]

1.3.3 Les interactions de reconnaissance

Les mâles avaient un degré sortant dans les interactions de reconnaissance plus élevé que les femelles. Le nombre de juvéniles dans le groupe réduisait de manière significative le degré sortant dans les interactions de reconnaissance, les autres facteurs reliés aux individus et aux groupes n'ayant pas d'effet statistiquement significatif (Tableau 3). Les juvéniles, les jeunes de 1 an et les individus de 2 ans avaient un degré entrant inférieur aux adultes. Le sexe des individus et les variables reliées aux groupes n'avaient pas d'effet statistiquement significatif sur le degré entrant.

1.3.4 Les interactions agonistiques

Pour les interactions agonistiques intergroupes, seul l'âge avait un effet sur le degré sortant, les jeunes de 1 an ayant un degré sortant significativement plus élevé que les adultes (Tableau 4). Aucun des effets fixes n'avaient d'effet statistiquement significatif sur le degré entrant.

Seul l'âge avait un effet significatif sur le degré sortant des interactions agonistiques intragroupes, les individus de 2 ans et de 1 an ayant un degré plus bas que les adultes (Tableau 5). Aucun effet fixe n'avait d'effet significatif sur le degré entrant de ces interactions (Tableau 5).

Tableau 3 : Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) et des facteurs attribuables à la composition du groupe sur les interactions de reconnaissance (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (Ψ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.

Effets	Degré sortant		Degré entrant	
	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%
Effets fixes				
Ordonnée à l'origine	0.57	[-0.02 ; 1.16]	0.47	[-0.24 ; 0.99]
Sexe (Mâle) Ψ	0.12	[0.006 ; 0.19]	0.08	[-0.03 ; 0.15]
Âge-statut (adulte-sub)	-0.02	[-0.24 ; 0.16]	-0.19	[-0.35 ; 0.04]
Âge-statut (2 ans) Ψ	0.06	[-0.13 ; 0.18]	-0.15	[-0.31 ; -0.009]
Âge-statut (1 an) Ψ	0.06	[-0.04 ; 0.21]	-0.24	[-0.36 ; -0.13]
Âge-statut (juvénile) Ψ	-0.03	[-0.16 ; 0.13]	-0.28	[-0.43 ; -0.15]
Nombre de subalternes	0.004	[-0.06 ; 0.04]	-0.02	[-0.07 ; 0.03]
Nombre de jeunes de 1 an	-0.11	[-0.27 ; 0.03]	0.001	[-0.15 ; 0.13]
Nombre de juvéniles Ψ	-0.23	[-0.51 ; -0.03]	-0.11	[-0.39 ; 0.11]
Proportion de mâles	-0.18	[-1.02 ; 0.39]	-0.12	[-0.75 ; 0.73]
Nombre de gr. voisins	-0.04	[-0.13 ; 0.05]	0.02	[-0.06 ; 0.12]

Tableau 4 : Effets des facteurs individuels (sexe et âge) et des facteurs de groupe sur les interactions agonistiques entre membres de groupes différents (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires (année, identité du groupe et de l'individu), ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (Φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.

Effets	Degré sortant		Degré entrant	
	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%
Effets fixes				
Ordonnée à l'origine	0.17	[-0.29 ; 0.72]	0.01	[-0.22 ; 0.32]
Sexe (Mâle)	0.08	[-0.03 ; 0.16]	-0.03	[-0.09 ; 0.04]
Âge-statut (adulte-sub)	-0.07	[-0.26 ; 0.10]	0.004	[-0.07 ; 0.11]
Âge-statut (2 ans)	-0.03	[-0.18 ; 0.11]	0.03	[-0.04 ; 0.09]
Âge-statut (1 an) Φ	-0.11	[-0.24 ; -0.02]	0.05	[0.03 ; 0.10]
Nombre de subalternes	0.01	[-0.03 ; 0.06]	-0.001	[-0.01 ; 0.01]
Nombre de jeunes de 1 an	-0.05	[-0.18 ; 0.07]	-0.003	[-0.05 ; 0.04]
Nombre de juvéniles	-0.11	[-0.34 ; 0.09]	-0.02	[-0.10 ; 0.06]
Proportion de mâles	-0.08	[-0.74 ; 0.33]	0.02	[-0.20 ; 0.22]
Nombre de gr. voisins	0.02	[-0.06 ; 0.09]	0.001	[-0.04 ; 0.04]

Tableau 5 : Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) sur les interactions agonistiques entre membres de même groupe (degré sortant et degré entrant). Les effets aléatoires, année, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (Φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.

Effets	Degré sortant		Degré entrant	
	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%
Effets fixes				
Ordonnée à l'origine	0.25	[-0.12 ; 0.55]	0.21	[-0.07 ; 0.45]
Sexe (Mâle)	0.04	[-0.02 ; 0.08]	-0.03	[-0.07 ; 0.01]
Âge-statut (adulte-sub)	-0.06	[-0.15 ; 0.02]	0.02	[-0.03 ; 0.10]
Âge-statut (2 ans) Φ	-0.10	[-0.17 ; -0.04]	0.03	[-0.02 ; 0.07]
Âge-statut (1 an) Φ	-0.09	[-0.15 ; -0.04]	0.05	[-0.003 ; 0.08]
Nombre de subalternes	0.01	[-0.02 ; 0.03]	0.001	[-0.008 ; 0.02]
Nombre de jeunes de 1 an	-0.004	[-0.09 ; 0.06]	-0.02	[-0.08 ; 0.01]
Nombre de juvéniles	-0.02	[-0.15 ; 0.08]	-0.06	[-0.13 ; 0.02]
Proportion de mâles	-0.17	[-0.53 ; 0.13]	-0.09	[-0.32 ; 0.11]
Nombre de gr. voisins	-0.005	[-0.06 ; 0.04]	-0.02	[-0.06 ; 0.01]

1.3.5 Le marquage jugal

Le marquage était significativement plus prononcé chez les mâles adultes dominants que chez n'importe quelle autre classe d'individus (Tableau 6). Le sexe n'avait d'effet que chez les individus dominants, tandis que les mâles et les femelles des individus subalternes de toutes les classes d'âge avaient des fréquences de marquage similaires.

Tableau 6 : Effets des facteurs intrinsèques aux individus (sexe et âge) sur la fréquence du marquage jugal des individus. Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.

Effets	Fréquence	
	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%
Effets fixes		
Ordonnée à l'origine	1.14	[0.22 ; 2.09]
Sexe (Mâle) φ	0.14	[0.04 ; 0.34]
Âge-statut (adulte-sub) φ	-0.44	[-0.69 ; -0.12]
Âge-statut (2 ans) φ	-0.60	[-0.84 ; -0.42]
Âge-statut (1 an) φ	-0.51	[-0.69 ; -0.36]
Nombre de subalternes	0.02	[-0.05 ; 0.11]
Nombre de jeunes de 1 an	-0.12	[-0.34 ; 0.10]
Nombre de juvéniles	-0.15	[-0.49 ; 0.26]
Proportion de mâles	-0.93	[-1.83 ; 0.16]
Nombre de gr. voisins	-0.02	[-0.21 ; 0.09]

1.3.6 Les associations entre individus

Le degré d'association des individus était plus élevé pour les individus sexuellement immatures (juvéniles et 1 an) et ils augmentaient de façon significative avec le nombre de juvéniles dans le groupe et la proportion de mâles matures (Tableau 7). Le sexe et le nombre de subalternes et de jeune de 1 an, et de groupes voisins n'avaient pas d'effet sur le degré d'association (Tableau 7).

Tableau 7 : Effets des facteurs attribuables à la composition du groupe sur le degré dans les associations sociales entre individus. Les effets aléatoires, identité du groupe et de l'individu, ont été intégrés dans le modèle. Le symbole (φ) indique que le facteur a un effet significatif sur le degré sortant et/ou sur le degré entrant. Les résultats en gras sont les modes postérieurs significatifs.

Effets	Degré	
	Mode postérieur	Intervalle de confiance 95%
Effets fixes		
Ordonnée à l'origine	-0.25	[-1.25 ; 0.54]
Sexe (Mâle)	-0.08	[-0.02 ; 0.18]
Âge-statut (adulte-sub)	-0.001	[-0.24 ; 0.20]
Âge-statut (2 ans)	0.13	[-0.02 ; 0.31]
Âge-statut (1 an) φ	0.22	[0.09 ; 0.36]
Âge-statut (juvénile) φ	0.21	[0.05 ; 0.37]
Nombre de subalternes	0.008	[-0.07 ; 0.07]
Nombre de jeunes de 1 an	0.25	[-0.007 ; 0.53]
Nombre de juvéniles φ	0.62	[0.28 ; 1.01]
Proportion de mâles φ	1.18	[0.11 ; 2.55]
Nombre de gr. voisins	-0.02	[-0.35 ; 0.15]

1.3.7 Corrélation entre les mesures de comportements sociaux

Des 33 corrélations de rang de Spearman entre les 12 mesures de comportements sociaux, 10 corrélations étaient considérées statistiquement significatives d'après un seuil d'erreur alpha de 0.05 et une correction des valeurs de p selon la méthode de Holm. Le tableau 8 présente les corrélations retenues.

Tableau 8 : Corrélation de rang de Spearman entre les différentes mesures de comportements sociaux. Le degré sortant, le degré entrant et le degré sont respectivement exprimés par les abréviations DS, DE et D.

Corrélations	Rho	P ajusté
DS _{jeu} ~ DE _{jeu}	0.62	< 0.0001
DS _{reconnaissance} ~ DE _{reconnaissance}	0.34	0.003
DS _{agonistique intra} ~ DE _{agonistique intra}	0.33	0.023
DS _{jeu} ~ DS _{toiletage}	0.31	0.012
DS _{jeu} ~ DS _{reconnaissance}	0.30	0.024
DS _{jeu} ~ D _{association}	0.40	< 0.0001
DS _{toiletage} ~ D _{association}	0.30	0.023
DE _{jeu} ~ D _{association}	0.42	< 0.0001
DE _{toiletage} ~ DE _{reconnaissance}	0.38	0.001
DS _{agonistique intra} ~ Freq. Marquage	0.46	< 0.0001

1.4 Discussion

Dans l'ensemble, nous observons les effets de variables individuelles et de groupe sur les interactions sociales dans la population de marmottes du Parc National du Grand Paradis. Dans le cas des interactions de jeu, nous faisons la prédiction que les variables individuelles, tel l'âge, affecteraient de manière primordiale les degrés sortants et que les variables de groupes auraient une influence sur les degrés entrants. Nos résultats montrent que les individus physiquement immatures (2 ans et moins) jouaient davantage que les adultes, mais que leur présence dans le groupe ne faisait pas augmenter le degré entrant des individus en général. Nous prédisions que les interactions de toilettage seraient initiées par des subalternes et dirigées vers des dominants. Cette prédiction est appuyée par nos résultats. Les individus de 1 an initiaient plus de toilettage, tandis que les individus immatures étaient moins souvent la cible de ces interactions. Nos résultats indiquent que les interactions de reconnaissance étaient initiées davantage par les mâles que par les femelles et qu'elles étaient dirigées vers les adultes. Nous supposons que les interactions agonistiques, inter-groupes, seraient affectées principalement par les variables de groupes. À l'inverse, nous pensions observer un effet prépondérant des variables individuelles sur les interactions intragroupes. Cette prédiction a été respectée uniquement pour le degré sortant dans les interactions agonistiques intragroupes; à l'intérieur des groupes, les interactions agonistiques étaient initiées par des individus adultes, mais le degré entrant ne différait pas en fonction de la classe d'âge-statut ou du sexe. Le risque inhérent aux interactions agonistiques (ex. risque de blessures; Arnold et Dittami 1997) forcerait les individus plus faibles comme les jeunes de 1 an à limiter leur implication dans ces interactions et à respecter la hiérarchie établie. Le risque de blessures pourrait aussi expliquer pourquoi les jeunes de 1 an initiaient moins d'interactions agonistiques envers des membres de groupes voisins. Le marquage de territoire est une activité solitaire qui ne requière pas la présence d'individus particuliers dans le groupe. Les individus dominants s'y adonnent plus souvent que les subalternes. Les associations entre individus dépendent de l'utilisation du territoire et la présence d'individus immatures qui participent davantage aux interactions non agressives (Perrin *et al.* 1993a).

1.4.1 Le rôle des individus dans les jeux sociaux

Nous avons observé que les interactions de jeu sont plus fréquemment initiées par des individus physiquement immatures que par des adultes chez la marmotte alpine, comme c'est le cas dans bien des espèces (Bekoff et Byers 1998). Nos résultats appuieraient donc l'hypothèse du développement moteur : les interactions de jeu servent d'entraînement pour le développement de capacités agonistiques à l'âge adulte (Pellis et Pellis 1998). En effet, le type de jeu social pratiqué chez la marmotte alpine est appelé jeu-combat («play-fighting»). L'interface de jeu est semblable à celui des vrais combats, des mouvements nécessaires au combat peuvent donc être pratiqués lors du jeu. Jamieson et Armitage (1987) ont aussi obtenu des résultats qui supportent l'hypothèse du développement moteur chez la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*). Chez cette espèce, le choix de partenaire semble fait en fonction de la possibilité d'augmenter le défi, ce qui est en accord avec l'hypothèse du développement moteur, et qui implique une forme d'auto-évaluation et d'évaluation sociale (Thompson 1998). Dans notre population, la corrélation positive entre le degré sortant et le degré entrant pourrait signifier que l'initiation des interactions dans les dyades est réciproque; certaines dyades jouent plus que d'autres. Les individus pourraient présenter une préférence pour des partenaires qui offrent un niveau de compétitivité optimal (Thompson 1998). Donc, une hiérarchie chez les jeunes individus pourrait émerger des interactions de jeu.

Perrin *et al.* (1993a) suggèrent que l'hypothèse de la cohésion sociale, selon laquelle le jeu favorise la formation, la force et le maintien des liens sociaux, pourrait être aussi acceptable que l'hypothèse du développement moteur chez la marmotte alpine. Nos résultats abondent dans le sens de cette proposition puisque : (1) le degré sortant et le degré entrant dans le jeu sont positivement corrélés, (2) le degré sortant est positivement corrélé avec le degré sortant dans les autres interactions affiliatives (toilettage et reconnaissance), et (3) les degrés sortant et entrant sont corrélés avec le degré d'association entre les individus. Toutefois, s'il semble que les individus très actifs dans le jeu sont plus sociaux, nos résultats ne nous permettent pas de dire que le jeu ait pour fonction d'augmenter la cohésion sociale dans tout le groupe. Sharpe *et al.* (2005) ont vérifié la validité de l'hypothèse de la cohésion sociale résultant du jeu social chez les suricates, et n'y ont trouvé aucun appui. Chez cette espèce, le nombre de partenaires de jeu n'augmente pas avec la taille du groupe, et la fréquence de jeu n'est pas positivement corrélée avec la fréquence de toilettage, le niveau de participation aux tâches

sociales coopératives (ex. alimenter les juvéniles) et la persistance dans le groupe natal. Conséquemment, le jeu pourrait favoriser la qualité des liens sociaux qu'entretient un individu, sans nécessairement jouer un rôle dans la cohésion sociale des groupes.

1.4.2 Le rôle des individus dans les interactions de toilettage et de reconnaissance

Nous avons observé que le degré sortant et le degré entrant dans les interactions de reconnaissance sont positivement corrélés, ce qui suggère que l'incertitude dans une relation est ressentie par les deux individus. De plus, le degré entrant dans ce type d'interaction est plus élevé chez les individus matures. Les relations sociales dans lesquelles au moins un individu immature est impliqué devraient causer moins d'incertitude, possiblement parce que ces individus sont de rang social inférieur (dans l'échelle de dominance).

Nos résultats montrent que les individus immatures sont moins souvent la cible d'interactions de toilettage que les individus matures, et que le degré sortant dans les interactions de toilettage est corrélé positivement avec le degré d'association des individus. Le toilettage chez les marmottes alpines aurait davantage pour fonction la cohésion sociale que la fonction de soins parentaux que promulguent les parents et les assistants envers les jeunes du groupe. Toutefois, le fait que les degrés sortant et entrant dans le toilettage ne sont pas corrélés indique que ce type d'interaction n'est pas réciproque dans les dyades, ce qui diverge de l'hypothèse de la cohésion sociale qui stipule que le toilettage réciproque diminue les tensions dans les relations sociales. Donc, il n'est pas exclu que le toilettage soit un signe de soumission des subalternes envers les individus dominants, ce qui expliquerait pourquoi les individus de un an ont un degré sortant plus élevé que les autres classes d'âge-statut. À titre d'exemple, chez les suricates, les interactions de toilettage entre des individus dominants et subalternes sont asymétriques en faveur des dominants, et cette asymétrie est plus accentuée quand le subalterne fait souvent l'objet d'agressions de la part du dominant (Kutsukake et Clutton-Brock 2006). Ces auteurs suggèrent que ces résultats appuient l'hypothèse que les subalternes utilisent le toilettage pour calmer les individus dominants. Chez la marmotte alpine, Perrin *et al.* (1993a) ont observé qu'un mâle dominant nouvellement arrivé dans un groupe recevait la majeure partie des soins de toilettages dans le groupe. Ces résultats corroborent l'hypothèse de la soumission. Cependant, l'hypothèse de la cohésion sociale et

de la soumission ne sont pas mutuellement exclusives et elles peuvent agir ensemble. Nous avons observé une corrélation positive entre les degrés entrants dans les interactions de toilettage et de reconnaissance. Si l'incertitude dans une relation sociale entre deux individus peut être exprimée par leur degré d'interaction de reconnaissance, les interactions de toilettage pourraient permettre à un individu subalterne de démontrer sa soumission et d'améliorer la qualité de sa relation avec l'individu dominant.

L'effet des variables reliées à la composition des groupes sur les degrés sortant dans les interactions de toilettage et de reconnaissance est difficile à expliquer. Le nombre d'individus d'un an avait un effet négatif sur le degré sortant dans le toilettage, tandis que le degré sortant dans la reconnaissance diminuait en fonction du nombre de juvéniles dans le groupe. Il se pourrait que les groupes où plusieurs jeunes sont présents soient plus stables et qu'il y ait moins d'incertitude dans les relations sociales des individus qui le forment ou inversement que les groupes plus stables favorisent la fertilité des reproducteurs et la survie des jeunes.

1.4.3 Le rôle des individus dans les interactions agonistiques et le marquage de territoire

Chez la marmotte alpine, les interactions agonistiques sont supposées avoir une fonction dans la défense de territoire (Perrin *et al.* 1993b), l'inhibition de la reproduction des subalternes (Arnold et Dittami 1997; Hacklander *et al.* 2003) et l'expulsion d'assistants (Perrin *et al.* 1993a). Toutefois, si les interactions impliquent qu'un individu particulier (ex. un mâle dominant) dirige son agression spécifiquement vers un autre individu (ex. un mâle subalterne), ce ne semble pas être le cas pour les interactions agonistiques intergroupes. Dans ce cas particulier, ces degrés ne diffèrent pas en fonction du sexe de l'individu, ou même en fonction du nombre d'individus (subalternes, jeunes d'un an et juvéniles) dans les groupes, le rapport des sexes chez les individus matures et même le nombre de groupes voisins dont le territoire chevauche celui des individus observés. Pourtant, Perrin *et al.* (1993b) ont observé que les interactions agonistiques intergroupes surviennent généralement dans ces zones de chevauchement. Cependant, les individus d'un an, plus petits que leurs congénères plus âgés, initiaient moins souvent des interactions agonistiques vers des individus de groupes voisins. Donc, ces individus sont moins impliqués dans la défense de territoire que les individus

sexuellement matures. De plus, la composition des groupes ne forcerait pas les individus à s'aventurer plus fréquemment dans les zones de chevauchement (et donc voir leur degré entrant augmenter). Rappelons, toutefois, que nos analyses sur les interactions agonistiques excluent les juvéniles, qui ne sont jamais impliqués dans ces interactions. Il serait donc possible que les individus juvéniles soient rarement dans les zones de chevauchement, en l'absence d'un adulte.

Barash (1989) observe qu'une hiérarchie de dominance s'établit en fonction de l'âge et du sexe des individus chez la marmotte olympus et la marmotte des Rocheuses (*Marmota caligata*). Les mâles adultes dominent dans l'ordre les femelles adultes, les individus de deux ans et d'un an. La hiérarchie chez la marmotte alpine respecte probablement ce patron (Perrin *et al.* 1993a). Toutefois, dans notre population, aucune différence significative n'existe entre les mâles et les femelles, et entre les individus matures, dominants ou pas, en ce qui concerne les degrés dans les interactions agonistiques intragroupes. À la lumière de ces résultats, il est peu probable que l'inhibition de la reproduction des subalternes explique à elle seule les interactions agonistiques intragroupes. Premièrement, parce que dominants et subalternes ont des degrés sortants indifférenciés. Deuxièmement, parce que le degré entrant des individus d'un an, sexuellement immatures, n'est pas différent de celui des individus matures. Donc, les interactions agonistiques intragroupes observées durant toute la saison estivale ne représentent pas uniquement les efforts d'inhibition de la reproduction des membres subalternes comme le suggèrent Arnold et Dittami (1997). Durant l'année 2009, de nombreux groupes (63 % des groupes ont perdu au moins un individu dominant) ont été restructurés suite à la mort des dominants et de l'arrivée de nouveaux dominants provenant d'autres groupes. On peut supposer que cette situation a provoqué l'apparition d'interactions agonistiques intragroupes importantes dans la première phase de la prise de possession des territoires par ces individus, territoires qui comportaient des individus subordonnés des anciennes familles. Arnold et Dittami (1997) ont noté une plus forte intensité (i.e. blessures plus nombreuses) dans les interactions agonistiques entre individus non-apparentés. Malheureusement, en absence d'informations sur l'appareillage entre individus du groupe, il n'est pas possible de vérifier l'effet de ce facteur sur les degrés dans les interactions sociales.

Perrin *et al.* (1993a) proposent que les interactions agonistiques intragroupes mènent à la dispersion des individus subalternes. Dans un groupe, sur quatre mâles de deux ans, ils observent deux cas de dispersion. Les individus dispersants avaient significativement plus d'interactions agonistiques avec le mâle dominant que d'interactions affiliatives, alors que ce patron était inversé pour deux autres mâles de deux ans. Les mâles dominants chasseraient donc certains subalternes lorsqu'une diminution du nombre d'assistants dans le groupe est nécessaire. L'expulsion des subalternes superflus, tout comme l'inhibition de la reproduction, n'explique pas plus le fait que les individus dominants n'ont pas un degré sortant dans les interactions agonistiques intragroupes supérieur à leurs subalternes dans notre population.

Les modèles statistiques ressortent les tendances générales dans un échantillon de la population (Scherrer 1984). Nous avons observé 11 groupes par année et aucun d'eux n'offrait la même composition sociale. Conséquemment, nous notons plusieurs cas anecdotiques uniques à un groupe en particulier et qui pourraient faire augmenter l'incertitude dans nos modèles. Dans un premier cas (cas 1), nous rapportons qu'un mâle dominant qui attaquait certains jeunes d'un an de son propre groupe subissait les agressions de la femelle dominante en représailles. Dans un autre groupe (cas 2), le mâle dominant agressait de manière persistante la femelle dominante. Dans un autre groupe (cas 3), un mâle dominant nouvellement arrivé agressait une femelle d'un an et répondait aux agressions de trois mâles subalternes qui n'avaient pas de liens parentaux avec lui. Enfin, dans un quatrième cas (cas 4), le mâle dominant conquiert la totalité d'un territoire voisin, puis sépare ses deux fils de deux ans de chaque côté de son vaste territoire. Les mâles subalternes défendaient entre eux l'accès aux subdivisions du territoire familial. Dans les deux premiers cas, des individus dominants pouvaient être la cible d'agressions sans qu'il y ait questionnement de la hiérarchie du groupe. Dans le troisième cas, le mâle dominant entretenait des relations agonistiques avec trois autres mâles, ce qui laisse supposer qu'il était plus souvent la cible d'interactions agonistiques que chacun des trois mâles subalternes. Dans le quatrième cas, les individus subalternes initiaient des interactions agonistiques les uns envers les autres et pouvaient avoir un degré sortant (intragroupe) plus élevé que celui du dominant, pourtant très agressif avec les individus de groupes voisins. Enfin, dans les cas 1 et

3, des jeunes d'un an pouvaient être la cible d'agressions provoquées par un trop haut niveau d'agressivité d'un dominant ou du remplacement d'un des dominants.

Le rapport des sexes des groupes était biaisé en faveur des mâles, ce qui est attendu chez une espèce à reproduction coopérative où l'un des sexes est assistant (Allainé *et al.* 2000). Cependant, les degrés sortants et entrants dans les interactions agonistiques intragroupes ne reflétaient pas cette tendance à favoriser les mâles (i.e. il n'y a pas de différence entre les sexes dans le degré entrant dans les interactions agonistiques intragroupes). Le coût de conserver des femelles subordonnées et sexuellement matures durant la période hivernale (Allainé et Theuriau 2004) pourrait avoir la même influence sur les interactions sociales que le risque de paternité par les individus subalternes. Cohas *et al.* (2006) ont observé que presque une grossesse sur trois n'implique pas le mâle dominant. Dans les deux cas, les individus dominants pourraient tenter d'évincer les mâles et les femelles qui représentent une menace à leur succès reproducteur.

Chez la marmotte alpine, le terrier principal et les zones frontalières entre groupes voisins font l'objet de marquage intensif (Bel *et al.* 1995). De plus, Bel *et al.* (1999) ont démontré expérimentalement que les marmottes marquaient davantage un tube marqué par l'odeur d'un individu inconnu qu'un tube contrôle n'ayant aucune marque. Gosling (1982) prédit que le marquage de territoire est un signe de dominance et de qualité de l'individu, et que ce comportement aurait pour effet de prévenir l'intrusion d'individus étrangers sur le territoire du groupe. Nos résultats corroborent cette prédiction puisque la fréquence de marquage jugal est plus élevée pour les mâles dominants que les femelles dominantes et les adultes subalternes. De plus, les individus de deux ans et d'un an marquent moins le territoire que leurs congénères plus vieux. Donc, les mâles dominants joueraient un rôle plus important dans la signalisation de l'occupation du territoire que les femelles dominantes. Toutefois, l'odeur imprégnée sur le terrier principal pourrait informer les membres d'un groupe de la dominance d'un individu. Nous observons que la fréquence de marquages est positivement corrélée avec le degré sortant dans les interactions agonistiques intragroupes. Donc, les individus dominants afficheraient leur dominance en marquant leur territoire et en initiant davantage d'interactions agonistiques.

1.4.4 Les associations sociales entre les individus

Il n'est pas surprenant que les variables de groupes soient préférées aux variables individuelles pour le degré d'association sociale. D'une part, les associations déterminées par la proximité spatiale des individus sont une mesure d'état plutôt qu'une mesure d'évènements comme le sont les mesures d'interactions (Whitehead 2008), ce qui implique qu'elles ne sont pas directionnelles comme les interactions. Donc, lorsque deux individus aux caractéristiques individuelles très différentes sont en association, ils obtiennent tous deux la même valeur (même influence sur leur degré d'association). D'autre part, l'indice d'association peut refléter le patron de proximité et d'évitement entre les individus d'un groupe (Whitehead 2008). Toutefois, dans les espèces territoriales où les individus d'un groupe partagent un abri ou un réseau de terrier comme chez les marmottes alpines, l'utilisation du territoire et la distance au terrier peut dépendre du risque de prédation (Blumstein 1998). Donc, il est possible que le degré d'association des individus soit biaisé par des associations accidentelles dues à l'utilisation du territoire. Les jeunes d'un an ($0,711 \pm 0,292$ ha) et les juvéniles ($0,626 \pm 0,351$ ha) ont un domaine vital plus petit que celui des adultes ($1,013 \pm 0,518$ ha) chez la marmotte alpine (Ranghetti *et al.* 2009). Par conséquent, leur présence accrue à proximité des terriers pourrait à elle seule expliquer l'augmentation des degrés d'association entre les individus des groupes où les individus immatures sont nombreux. Toutefois, on ne peut pas exclure qu'il puisse y avoir un phénomène biologique derrière ces degrés d'association élevés en présence de jeunes d'un an et de juvéniles. Il se pourrait qu'une forme de gardiennage existe, donc que les individus adultes accompagnent les jeunes dans leur déplacement sur le territoire du groupe. À tout le moins, les jeunes (1 an et juvénile) pourraient réduire les risques reliés à la prédation ou à des agressions sociales en suivant les adultes. Les mâles pourraient jouer un rôle plus important dans le gardiennage puisque le degré d'association entre les individus est plus élevé dans les groupes où la proportion de mâles dans les individus matures est aussi élevée.

1.6 Références

- Allainé, D., Brondex, F., Graziani, L., Coulon, J., Till-Bottraud, I. 2000. « *Male-biased sex ratio in litters of Alpine marmots supports the helper repayment hypothesis* ». Behavioral Ecology, vol. 11, p. 507-514.
- Allainé, D., Theuriau, F. 2004. « *Is there an optimal number of helpers in Alpine marmot family groups?* » Behavioral Ecology, vol. 15, p. 916-924.
- Armitage, K.B. 1973. « *Population changes and social behaviour following colonization by the yellow-bellied marmot* ». Journal of Mammalogy, vol. 54, p. 842-854.
- Armitage, K.B. 1999. « *Evolution of sociality in Marmots* ». Journal of Mammalogy, vol. 80, p. 1-10.
- Arnold, K.E., Owens, I.P.F., Goldizen, A.W. 2005. « *Division of labour within cooperatively breeding groups* ». Behaviour, vol. 142, p. 1577-1590.
- Arnold, W. 1993a. « *The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation* ». Behavioral Ecology and Sociobiology, vol. 27, p. 239-246.
- Arnold, W., Dittami, J. 1997. « *Reproductive suppression in male alpine marmots* ». Animal Behaviour, vol. 53, p. 53-66.
- Barash, D.P. 1973. « *The social biology of the Olympic marmot* ». Animal Behaviour, vol. 6, p. 171-245.
- Barash, D.P. 1989. *Marmots: social behavior and ecology*. Stanford University Press, 360 p.
- Barrett, L., Henzi, S.P., Weingrill, T., Lycett, J.E., Hill, R.A. 1999. « *Market forces predict grooming reciprocity in female baboons* ». Proceedings of the Royal Society B, vol. 266, p. 665-670.
- Bekoff, M., Byers, J.A. 1998. *Animal Play*. Cambridge University Press, 274 p.

- Bel, M.C., Porteret, C., Coulon, J. 1995. « *Scent deposition by cheek rubbing in the Alpine marmot (*Marmota marmota*) in the French Alps* ». Canadian Journal of Zoology, vol. 73, p. 2065-2071.
- Bel, M.C., Coulon, J., Sreng, L., Allainé, D., Bagnères, A.G., Clément, J.L. 1999. « *Social signals involved in scent-marking behavior by cheek-rubbing in alpine marmots (*Marmota marmota*)* ». Journal of Chemical Ecology, vol. 25, p. 2267-2283.
- Blumstein, D.T. 1998. « *Quantifying predation risk for refuging animals: A case study with golden marmots* ». Ethology, vol. 104, p. 501-516.
- Blumstein, D.T., Armitage, K.B. 1999. « *Cooperative breeding in marmots* ». Oikos, vol. 84, p. 369-382.
- Blumstein, D.T., Arnold, W. 1998. « *Ecology and social behavior of Golden Marmots (*Marmota caudata aurea*)* ». Journal of Mammalogy, vol. 79, p. 873-886.
- Clutton-Brock, T.H., Brotherton, P.N.M., Smith, R., McIlrath, G.M., Kansky, R., Gaynor, D., O'Riain, M.J., Skinner, J.D. 1998. « *Infanticide and expulsion of females in a cooperative mammal* ». The Royal Society B, vol. 265, p. 2291-2295.
- Cohas, A., Yoccoz, N.G., Da Silva, A., Goossens, B., Allainé, D. 2006. « *Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*): the roles of social setting and female mate choice* ». Behavioral Ecology and Sociobiology, vol. 59, p. 597-605.
- Colmenares, F., Silveira, F. 2008. « *Post-conflict non-aggressive behaviours may be neither friendly nor conciliatory: conflict management of male *Hamadryas* baboons* ». Ethology, vol. 114, p. 1101-1112.
- Croft, D.P., James, R., Krause, J. 2008. *Exploring animal social networks*. Princeton University Press, 192 p.

- French, J.A. 1997. « *Proximate regulation of singular breeding in Callitrichid primates* ». In Cooperative breeding in mammals, sous la dir. de Solomon N.G. et French, J.A., p. 34-75. Cambridge University Press.
- Gammell, M.P., de Vries, H., Jennings, D.J., Carlin, C.M., Hayden, T.J. 2003. « *David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index* ». Animal Behaviour, vol. 66, p. 601-605.
- Gosling, L.M. 1982. « *A reassessment of the function of scent marking in territories* ». Ethology, vol. 60, p. 89-118.
- Hackländer, K., Möstl, E., Arnold, W. 2003. « *Reproductive suppression in female Alpine marmots, Marmota marmota* ». Animal Behaviour, vol. 65, p. 1133-1140.
- Hadfield, J.D. 2010. *MCMCglmm: Markov chain Monte Carlo methods for Generalised Linear Mixed Models*. R Tutorial, librairie « MCMCglmm ».
- Hodge, S.J., Flower, T.P., Clutton-Brock, T.H. 2007. « *Offspring competition and helper associations in cooperative meerkats* ». Animal Behaviour, vol. 74, p. 957-964.
- Holm, S. 1979. « *A simple sequentially rejective multiple test procedure* ». Scandinavian Journal of Statistics, vol. 6, p. 65-70.
- Jamieson, S.H., Armitage, K.B. 1987. « *Sex differences in the play behavior of yearling yellow-bellied marmots* ». Ethology, vol. 74, p. 237-253.
- Kutsukake, N., Clutton-Brock, T.H. 2006. « *Social functions of allogrooming in cooperatively breeding meerkats* ». Animal Behaviour, vol. 72, p. 1059-1068.
- Kutsukake, N., Clutton-Brock, T.H. 2008. « *The number of subordinates moderates intrasexual competition among males in cooperatively breeding meerkats* ». Proceedings of the Royal Society B, vol. 275, p. 209-216.
- Landau, H.G. 1951. « *On dominance relations and the structure of animal societies : I. effect of inherent characteristics* ». Bulletin of Mathematical Biophysics, vol. 13, p. 1-19.

- Lazaro-Perea, C., de Fatima Arruda, M., Snowden, C.T. 2003. « *Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets* ». *Animal Behaviour*, vol. 67, p. 627-636.
- Mateo, J.M. 2007. « *Ontogeny of adaptive behaviors* ». In *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*, sous la dir. de Wolff, J.O. et Sherman, P.W., p. 195-206. University of Chicago Press.
- Noë, R., Hammerstein, P. 1994. « *Biological markets : supply and demand determine the effect of partner choice in cooperative, mutualism and mating* ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 35, p. 1-11.
- Pellis, S.M., Pellis, V.C. 1998. « *Structure-function interface in the analysis of play fighting* ». In *Animal play: evolutionary, comparative, and ecological perspectives*, sous la dir. de Bekoff, M et Byers, J.A, p. 115-140. Cambridge University Press.
- Perrin, C., Allainé, D., Le Berre, M. 1993b. « *Socio-spatial organization and activity distribution of the alpine marmots *marmota marmota*: preliminary results* ». *Ethology*, vol. 93, p. 21-30.
- Perrin, C., Coulon, J., Le Berre, M. 1993a. « *Social behavior of alpine marmots (*Marmota marmota*) : seasonal, group and individual variability* ». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 71, p. 1945-1953.
- Port, M., Clough, D., Kappeler, P.M. 2009. « *Market effects offset the reciprocation of grooming in free-ranging redfronted lemurs, *Eulemu fulvus rufus** ». *Animal Behaviour*, vol. 77, p. 29-36.
- R Development Core Team. 2009. « *R : A language and environment for statistical computing* ». R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ranghetti, L. 2009. « *Eco-etologia della marmotta alpina (*Marmota marmota*) : distribuzione spaziale e temporale delle attività* ». Thèse de maîtrise, Università degli Studi di Pavia, Italie, 169 p.

- Romero, T., Colmenares, F., Aureli, F. 2008. « *Postconflict affiliation of aggressors in *Papio hamadryas** ». *International Journal of Primatology*, vol. 29, p. 1591-1606.
- Scherrer, B. 1984. « *Biostatistique* ». Gaëtan Morin éditeur, 576 p.
- Schino, G. 2006. « *Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism* ». *Behavioral Ecology*, vol. 18, p. 115-120.
- Solomon, N.G. French, J.A. 1997. *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press, 390 p.
- Stacey, P.B., Koenig, W.D. 1990. *Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior*. Cambridge University Press, 615 p.
- Thompson, K.V. 1998. « *Self assessment in juvenile play* ». In *Animal play: evolutionary, comparative, and ecological perspectives*, sous la dir. de Bekoff, M et Byers, J.A, p. 183-204. Cambridge University Press.
- Wakefield, M.L. 2008. « *Grouping patterns and competition among female *Pan troglodytes schweinfurthii* at Ngogo, Kibale National Park, Uganda* ». *International Journal of Primatology*, vol. 29, p. 907-929.
- Wey, T., Blumstein, D.T., Shen, W., Jordan, F. 2008. « *Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality* ». *Animal Behaviour*, vol. 75, p. 333-344.
- Whitehead, H. 2008. *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago Press, 336 p.
- Zélenka, G. 1965. Observation sur l'écologie de la marmotte des Alpes. *Terre Vie*, vol. 112, p. 238-256.

Chapitre 2

**Les individus diffèrent dans leur investissement social chez la
marmotte alpine (*Marmota marmota*).**

Résumé

Dans les espèces à reproduction coopérative, des individus subalternes assistent aux soins fournis aux jeunes qui ne sont pas leurs descendants. Des publications récentes mentionnent des variations individuelles constantes dans les soins parentaux et allo-parentaux dans ce genre de système social, avec des individus qui se spécialisent dans des tâches spécifiques comme les soins aux jeunes ou la défense du territoire. La spécialisation peut être causée par un compromis temporel ou développemental entre les différentes tâches coopératives. Dans cette étude, nous avons vérifié si les individus se spécialisent dans les interactions affiliatives avec les jeunes individus ou dans la défense du territoire contre les voisins chez la marmotte alpine (*Marmota marmota*), après avoir contrôlé les facteurs influençant la fréquence de ces comportements. Nous avons échantillonné toutes les interactions sociales observées sur une période d'une heure sur 39 individus marqués et sexuellement matures dans 11 groupes, dans les Alpes Italiennes. Les interactions affiliatives avec les jeunes diminuent avec le nombre d'adultes dans le groupe, tandis que les individus âgés de deux ans étaient plus impliqués dans ce genre de comportements. La défense de territoire était plus fréquente pour les individus dominants et dans les grands groupes. Pour les deux comportements, nous avons estimé une reproductibilité faible, mais statistiquement significative, ce qui suggère que les individus se spécialiseraient dans l'une ou l'autre de ces activités sociales. Cependant, les interactions affiliatives avec les jeunes, positivement corrélées avec la défense du territoire, indique que, contrairement à l'hypothèse de la spécialisation, un compromis entre les tâches sociales, les individus différaient de manière constante dans leurs efforts globaux de coopération sociale.

Mots-Clés : Spécialisation, reproduction coopérative, soins parentaux, défense de territoire, coopération sociale, *Marmota marmota*.

2.1 Introduction

Les systèmes sociaux dans lesquelles les membres d'un groupe assistent les dominants dans les soins conférés aux jeunes qui ne sont pas les leurs sont appelés systèmes de reproductions coopératives (Solomon et French 1997). Des exemples de coopération dans les soins parentaux entre membres de groupes sont retrouvés dans plusieurs taxa incluant les oiseaux, les mammifères et les insectes sociaux (Stacey et Koenig 1990; Solomon et French 1997; Brockmann 1997). En plus des soins parentaux, les membres d'un groupe contribuent à des activités qui procurent un bienfait général à tous les membres du groupe (ex. anti-prédation) (Boland *et al.* 1997; Arnold *et al.* 2005). Dans sa récente synthèse de la littérature, Komdeur

(2006) argumente que les variations individuelles dans les comportements sociaux observés pourraient être bien plus importantes qu'anticipées. L'investissement social peut varier entre les deux individus reproducteurs d'un groupe ou entre les individus reproducteurs et les individus non-reproducteurs (ci-après nommés « assistants »). Par exemple, Arnold (1988) a trouvé que dans certains groupes de marmottes alpines (*Marmota marmotta*), la femelle dominante participe moins à la thermorégulation sociale que le mâle dominant, ce qui résulte en une différence plus importante dans la perte de poids entre les individus reproducteurs. Les parents ajustent souvent leurs efforts en fonction du nombre d'assistants et de leurs contributions relatives aux soins parentaux (Heinsohn 2004). Chez les mésanges à longue queue (*Aegithalos caudatus*), les deux parents augmentent leurs efforts d'approvisionnement dans les grandes nichées en absence d'assistants, mais la réponse des parents et des assistants à la taille de la nichée n'est pas significative dans les nids où des assistants sont présents (MacColl et Hatchwell 2003).

Des différences dans les efforts de coopération parmi les individus de groupes à reproduction coopérative sont attendues parce que ces comportements génèrent des différences aux niveaux des coûts et des bénéfices entre les différents membres d'un groupe (Heinsohn et Legge 1999; Arnold *et al.* 2005; Bergmüller *et al.* 2007). Les conditions environnementales et sociales peuvent influencer les coûts et les bénéfices liés aux efforts de coopération (Hatchwell et Komdeur 2000). L'hypothèse de contrainte écologique propose que la dispersion des individus subalternes et leur niveau de coopération dépendent des opportunités de se disperser et de se reproduire avec succès sur un autre territoire (Emlen 1982). Covas *et al.* (2008) ont démontré que sous des conditions trophiques améliorées les assistants réduisent l'aide aux reproducteurs et s'engagent plus rapidement dans une reproduction indépendante. Ainsi, les comportements d'assistance sont plus coûteux quand les opportunités de se reproduire sont meilleures que lorsqu'elles sont mauvaises. Chez la corneille noire (*Corvus corone corone*), Baglione *et al.* (2010) ont observé que les assistants dits « paresseux » (c'est-à-dire que leur taux d'approvisionnement des oisillons est faible) augmentent leur taux d'approvisionnement des oisillons uniquement quand un assistant vaillant est temporairement retiré du groupe. Les individus reproducteurs peuvent aussi répondre à des variations du nombre d'assistants (Crick 1992). Chez le cratérope écaillé (*Turdoides squamiceps*), autant

les parents que les assistants ajustent leurs efforts d'approvisionnement au nid selon le taux d'approvisionnement des autres individus du groupe (Wright et Dingemanse 1999). Ainsi, les différences interindividuelles dans les efforts de coopération sociale devraient ne pas être constantes dans le temps (i.e. d'une année à l'autre) si les coûts et les bénéfices reliés à ces comportements varient en fonction des conditions sociales et environnementales. Cependant, English *et al.* (2010) ont observé que les comportements d'assistance différaient de façon persistante parmi les individus d'une population sauvage de suricates (*Suricata suricatta*), et ce sur une étude s'étendant sur 10 années.

Les efforts de coopération sociale peuvent différer parmi les individus à cause de leurs caractéristiques individuelles. Par exemple, chez la corneille noire, l'augmentation expérimentale du coût lié au vol réduit des visites au nid par les assistants (Baglione *et al.* 2010). Ainsi, les différences naturelles parmi les individus dans leurs caractéristiques individuelles comme la taille des ailes peuvent résulter en des différences individuelles constantes dans les efforts de coopération sociale. En plus des caractéristiques physiques, la personnalité d'un individu peut le mener à présenter un haut degré de participation à un comportement (ex. approvisionnement des jeunes) et, ainsi, être moins impliqué dans un autre comportement (ex. défense du territoire) (Arnold *et al.* 2005). Chez un Cichlidé du lac Tanganyika (*Neolamprologus pulcher*), les individus explorateurs étaient plus engagés dans la défense du territoire et moins dans son entretien (Bergmüller et Taborsky 2007). La spécialisation individuelle dans une activité de coopération sociale particulière peut survenir si les membres d'un groupe social se divisent le travail. Chez le méliphage bruyant (*Manorina melanocephala*), Arnold *et al.* (2005) ont observé une spécialisation parmi les individus dans l'approvisionnement des oisillons et dans la défense contre des prédateurs. Cependant, ils observaient dans la population un mélange d'assistants spécialistes qui contribuaient activement à l'un ou l'autre des comportements d'assistance et de généralistes qui participaient de manière égale aux deux formes d'assistance (Arnold *et al.* 2005). Par conséquent, certains groupes sociaux présentaient une division du travail entre les assistants, alors que d'autres groupes étaient composés d'individus variant dans leurs efforts d'assistance.

L'observation de spécialisations individuelles est rarement mentionnée dans la littérature sur les vertébrés à reproduction coopérative. Ainsi, la spécialisation individuelle observée chez le méliophage bruyant (Arnold *et al.* 2005) et le Cichlidé du lac Tanganyika (Bergmüller et Taborsky 2007) pourrait être plus une exception qu'une règle générale. De plus, la spécialisation parmi les membres d'un groupe social peut se confondre avec les différences comportementales liées à l'âge (Clutton-Brock *et al.* 2003; Arnold *et al.* 2005). Dans un tel cas, la spécialisation d'un individu dépend de son statut et devrait changer avec le temps. Clutton-Brock *et al.* (2003) ont observé que les différences individuelles dans les activités de coopération sociale étaient causées par un polyéthisme relié à l'âge chez les suricates. Une fois qu'ils ont contrôlé pour ce facteur confondant, il n'était plus possible d'observer de spécialisation individuelle dans une activité de coopération sociale particulière. De plus, dans la même population de suricates, English *et al.* (2010) ont trouvé que le gardiennage et l'approvisionnement des juvéniles étaient tous deux reproductibles et positivement corrélés entre eux. Ainsi, les individus diffèrent de façon constante dans leurs efforts de coopération sociale plutôt que de présenter une spécialisation dans l'un ou l'autre de ces comportements.

Réale et Dingemanse (2010) ont proposé que la personnalité peut influencer la constance de la spécialisation individuelle durant toute la vie des individus. Considérant que les différences individuelles dans les efforts de coopération sociale peuvent être constantes à long terme (English *et al.* 2010) et corrélées avec les traits de personnalité (Bergmüller et Taborsky 2007), les assistants peuvent conserver leurs préférences pour la participation à une activité de coopération particulière une fois qu'ils deviennent reproducteurs. Cependant, les études sur les différences individuelles dans les efforts de coopération sociale se concentrent normalement uniquement sur les assistants. Inclure les parents dans les analyses ne devrait pas réduire la reproductibilité et la spécialisation individuelle si les individus maintiennent leurs différences dans les efforts de coopération sociale durant leur vie (English *et al.* 2010). De plus, considérer tous les individus d'un groupe social dans les analyses permet de contrôler pour le travail total exécuté dans le groupe. Ainsi, nous supposons que la division du travail se fait entre tous les membres d'un groupe et pas seulement entre les assistants.

Dans cette étude, nous avons testé si les marmottes alpines diffèrent de façon constante dans leurs efforts de coopération sociale ou si elles se spécialisent entre deux comportements

sociaux bénéfiques à l'ensemble des individus du groupe ou à certains individus (interactions affiliatives avec les jeunes et défense du territoire). Les marmottes alpines vivent en petits groupes de 2 à 20 individus, sur un territoire qu'elles protègent contre leurs conspécifiques (Perrin *et al.* 1993; Blumstein et Armitage 1999). Les groupes sont formés d'une paire d'individus dominants, d'un nombre variable d'adultes non reproducteurs et de jeunes de cohortes subséquentes. Les mâles adultes participent à la thermorégulation sociale durant l'hibernation et ils augmentent ainsi la survie des juvéniles à l'hiver (Allainé et Theuriau 2004). Durant l'été, les membres des groupes peuvent participer à l'entretien du système de terrier, à la défense du territoire contre les intrus, prévenir leurs conspécifiques de la présence d'un prédateur et démontrer des interactions affiliatives avec les jeunes d'un an et les juvéniles (Blumstein et Armitage 1999). Ici, nous considérons les comportements de défense du territoire (marquage du territoire et défense contre les intrus) et les interactions affiliatives avec les jeunes (participation au jeu social et toilettage procuré aux jeunes individus sexuellement immatures). Nous avons utilisé une base de données de deux saisons d'observation sur les comportements sociaux pour étudier ses trois aspects : (1) si la reproductibilité ajustée dans les interactions affiliatives avec les jeunes et dans la défense du territoire étaient statistiquement significatives; (2) si la corrélation entre l'ordonnée à l'origine individuelle (effet aléatoire) dans chacun de ces comportements coopératifs était positive (ce qui voudrait dire que les individus diffèrent de façon constante dans leurs efforts de coopération sociale), négative (les individus se spécialisent dans une tâche sociale particulière) ou pas significative (un mélange d'individus spécialistes et généralistes composent la population); et (3) si la reproductibilité ajustée dans l'effort global de coopération sociale (tous les comportements sociaux coopératifs observés regroupés) était statistiquement significative.

2.2 Matériels et méthodes

2.2.1 Site d'étude et population

Au cours des étés 2008 et 2009, nous avons observé les interactions sociales de 39 individus marqués de 11 groupes de marmottes alpines sur le site d'étude d'Orvieilles (alt. 2165 m.) dans le Parc National du Grand Paradis dans le nord-ouest des Alpes italiennes (45°N 7°E).

Les groupes sont formés d'individus qui partagent un système de terriers et qui occupent un domaine vital commun (Blumstein et Armitage 1999). Les individus ont été capturés au moins une fois par année, puis pesés, sexés et marqué à l'aide d'oreillettes de couleurs et une décoloration du pelage pour identification à distance. Les individus ont été classés dans quatre classes d'âge : juvéniles (individus nouveaux-nés), individus d'un an, individus de deux ans et adultes. Les individus de deux ans sont sexuellement matures et peuvent être considérés comme assistants (Blumstein et Armitage 1999). La classe d'âge adulte regroupe des individus non reproducteurs et subalternes, et des individus reproducteurs et dominants (Perrin *et al.* 1993). Dans ce papier, nous nous concentrons sur les individus de deux ans et les deux classes d'adultes. Nous limitons notre étude aux interactions affiliatives (ex. le jeu avec les jeunes, le toilettage) et agonistiques (ex. agressions envers les voisins et le marquage du territoire).

2.2.2 Observations en milieu naturel

Nous avons exécuté des sessions d'observations d'une heure où toutes les interactions entre les individus d'un groupe étaient notées. Les observations ont été réalisées à une distance de 100 à 300 mètres des animaux à l'aide de lunettes d'observations. Un total de 397 sessions a été exécuté sur les comportements de défense du territoire alors que les interactions d'affiliation ont fait l'objet de 318 sessions d'observation où seuls les groupes avec au moins un jeune ont été considérés. Les observations étaient réalisées entre 7h et 18 h 30 de la mi-mai à la mi-septembre 2008 et 2009. Les individus étaient observés au total entre 6 et 52 heures chacun (moyenne de $27,61 \pm 11,8$ heures pour la défense de territoire; moyenne de $25,00 \pm 11,35$ heures pour les interactions affiliatives). Durant une session, toutes les interactions de jeu, de toilettage et agonistiques, et les marquages de territoire impliquant les individus du groupe observé ont été notés. Nous avons noté l'identité des individus impliqués dans ces interactions. Les marmottes alpines pratiquent des interactions de jeu-combat (« play-fighting ») qui reproduisent certaines séquences de comportements observés durant les véritables combats entre deux individus. Durant une interaction de jeu-combat, les individus se lèvent sur leurs pattes arrière et se poussent mutuellement avec leurs pattes avant comme s'ils luttaient. Les véritables interactions agonistiques comportent des agressions unidirectionnelles où un assaillant attaque et/ou poursuit un opposant, et des démonstrations

agonistiques où deux individus se tiennent à courte distance l'un de l'autre en agitant la queue. Nous avons distingué le jeu-combat et les véritables combats par le niveau d'intensité inférieur, l'absence de morsures, de griffures, de cris et de mouvements de la queue des partenaires de jeu. Le toilettage mutuel était pratiqué par un individu (le toiletteur) qui nettoie avec la gueule la fourrure d'un autre individu (le toiletté). Le marquage de territoire survient quand un individu se frotte les joues, où sont situées des glandes odorantes, sur un substrat (rocher, herbe ou terrier).

2.2.3 Données et variables

Dans chacun des groupes, nous avons mesuré le nombre d'individus, le nombre de juvéniles, le nombre d'individus d'un an et le nombre d'individus matures. Le voisinage de chaque groupe a été caractérisé en fonction du nombre de frontières que chaque groupe focal partage avec des groupes voisins. Les interactions entre voisins sont susceptibles d'être plus limitées dans les groupes où le territoire est séparé par une forêt, une falaise ou une résidence.

2.2.4 Analyses statistiques

Toutes les analyses présentées dans cette étude ont été réalisées en utilisant l'environnement statistique R et les bibliothèques LME4 et MASS (R Development Core Team 2009). Pour les analyses nous avons attribué la valeur de un à chaque individu qui a montré au moins un des comportements (affiliative ou territorial) pour chaque session d'observation (sinon un individu obtenait 0). Ces deux variables étaient incluses comme variables dépendantes dans deux modèles linéaires généralisés mixtes (lmer) pour des variables binomiales. Dans les deux modèles, le poids, le sexe et la classe d'âge-statut (i.e. deux ans ou adulte subordonné et adulte dominant) étaient utilisés comme effets fixes. Pour le modèle sur les interactions affiliative avec les jeunes, le nombre de juvéniles, le nombre d'individus d'un an, le nombre d'adultes et la date ont aussi été inclus comme effets fixes. Pour le modèle sur la défense de territoire, nous avons inclus comme effets fixes le nombre de groupes voisins, le nombre d'individus dans le groupe, la proportion d'adultes et la date. Les effets fixes ont été sélectionnés par une procédure rétroactive et seulement les variables dont la valeur de p était estimée (par un test de Z de Wald) à moins de 0,05 étaient retenues dans les modèles.

L'année, le groupe et l'identité de l'individu ont été utilisés comme effet aléatoire dans les deux modèles. Nous avons mesuré la reproductibilité ajustée des deux comportements selon la méthode décrite par Nakagawa et Schielzeth (2010). Nous avons testé la significativité statistique de la reproductibilité en effectuant un test de « *likelihood ratio* » qui comparait chacun des modèles avec et sans l'effet aléatoire identité de l'individu.

Pour chacun des modèles, nous avons extrait l'ordonnée à l'origine dans les effets aléatoires pour chacun des individus. Ensuite, nous avons corrélé ces deux mesures et vérifié si la corrélation était positive ou négative. Une corrélation négative indique que les individus se spécialisent dans l'un ou l'autre des comportements. Une corrélation positive signifie que les individus diffèrent dans leurs efforts globaux de coopération sociale. Une absence de corrélation pourrait signifier que la population est composée d'un mélange d'individus spécialistes et généralistes tel qu'observé par Arnold *et al.* (2005).

Dans un troisième modèle, nous avons unifié les données sur la défense de territoire et les interactions affiliatives avec les jeunes pour tester l'existence de différences individuelles persistantes dans l'effort global de coopération sociale. Nous avons divisé le taux de participation d'un individu dans une interaction (ex. le toilettage des jeunes) par la fréquence de ce type d'interaction dans tout le groupe à l'intérieur d'une heure d'observation. Ainsi, cette valeur pour chacune des interactions (jeu-combat, toilettage, agonistiques et marquage de territoire) variait entre 0 et 1. Nous avons ensuite calculé la moyenne de ces valeurs pour chacun des individus pour chacune des heures d'observation. Enfin, nous avons multiplié cette valeur par 100. Nous avons inclus cette nouvelle variable dépendante dans un modèle généralisé linéaire mixte (lmer) pour les distributions quasi-Poisson (parce qu'une surdispersion était observée). Nous avons inclus tous les effets fixes précédemment inclus dans le modèle sur les interactions affiliatives avec les jeunes et dans le modèle sur la défense de territoire (classe d'âge, date, nombre d'adultes et nombre de jeunes d'un 1 an et juvéniles). L'année, le groupe et l'identité de l'individu ont été inclus comme effet aléatoire. Nous avons estimé la reproductibilité ajustée pour les distributions Poisson et testé la significativité statistique de celle-ci à l'aide du test « *likelihood ratio* » décrit plus haut (Nakagawa et Schielzeth 2010). La reproductibilité ajustée est une mesure de la consistance individuelle dans les comportements d'intérêt une fois les facteurs confondants contrôlés (Nakagawa et

Schielzeth 2010; English *et al.* 2010). La significativité statistique de la reproductibilité peut être estimée par le biais d'un test de « *likelihood ratio* » (Morrell 1998). En absence de reproductibilité significative, les individus ne diffèrent pas dans leurs comportements et, ainsi, aucune spécialisation individuelle ne peut être considérée (Réale et Dingemanse 2010).

2.3 Résultats

2.3.1 Interactions affiliatives avec les jeunes

Le nombre d'adultes dans le groupe avait un effet négatif significatif sur la probabilité d'occurrence des interactions affiliatives avec les jeunes. Ces interactions décroissaient durant la saison (Tableau 9). Tous les autres effets fixes introduits ont été exclus par une procédure de retrait rétroactif. La reproductibilité ajustée estimée à 0,13 était statistiquement significative plus élevée que 0 ($\text{Chi}^2 : 12,294; p = 0,0005$).

Tableau 9 : Sommaire du modèle généralisé linéaire mixte sur la probabilité de démontrer au moins une interaction affiliative (ex. jeu-combat ou toilettage) avec les jeunes durant une période d'une heure d'observation.

Interactions affiliatives ~	Estimation \pm e.t.	valeur-z	valeur-p
Effets fixes			
Age-statut (sub. Adultes)	0,04 \pm 0,86	0,05	0,96
Age-statut (sub. 2 ans)	0,96 \pm 0,44	2,21	0,03
Nb. d'adultes	-0,37 \pm 0,14	-2,54	0,01
Date	-0,03 \pm 0,005	-5,99	< 0,0001

Effets aléatoires	Variance
Individus	0,671893
Groupes	< 0,0001
Année	0,091113

2.3.2 Défense de territoire

Les adultes dominants ont participé aux comportements de défense de territoire plus fréquemment que les adultes subalternes ou les individus de 2 ans (Tableau 10). Le nombre d'individus dans le groupe augmentait l'occurrence des comportements territoriaux. La défense de territoire diminuait durant la saison. Les autres effets fixes ont été rejetés du modèle. La reproductibilité ajustée était estimée à 0,04 et statistiquement significative (χ^2 : 4,65; $p = 0,03$).

Tableau 10 : Sommaire du modèle généralisé linéaire mixte sur la probabilité d'observer au moins un événement de défense de territoire (ex. interactions agonistiques entre voisins ou marquage de territoire) durant une période d'une heure d'observation.

Défense de territoire ~	Estimation \pm e.t.	valeur-z	valeur-p
Effets fixes			
Age-statut (sub. Adultes)	-1,19 \pm 0,35	-3,42	0,0006
Age-statut (sub. 2 ans)	-1,57 \pm 0,26	-6,08	< 0,0001
Nb. d'individus	0,27 \pm 0,08	3,33	0,0009

Date	- 0,04 ± 0,004	-10,47	< 0,0001
Effets aléatoires	Variance		
Individus	0,17657		
Groupes	0,19486		
Année	0,24575		

2.3.3 Corrélation entre les interactions affiliatives avec les jeunes et la défense de territoire

Une corrélation positive était observée entre l'ordonnée à l'origine dans les effets aléatoires de chacun des individus dans les modèles sur les interactions affiliatives avec les jeunes et la défense de territoire ($r = 0,46$; $t = 3,15$; d.l. = 37; $p = 0,003$) (Figure 1).

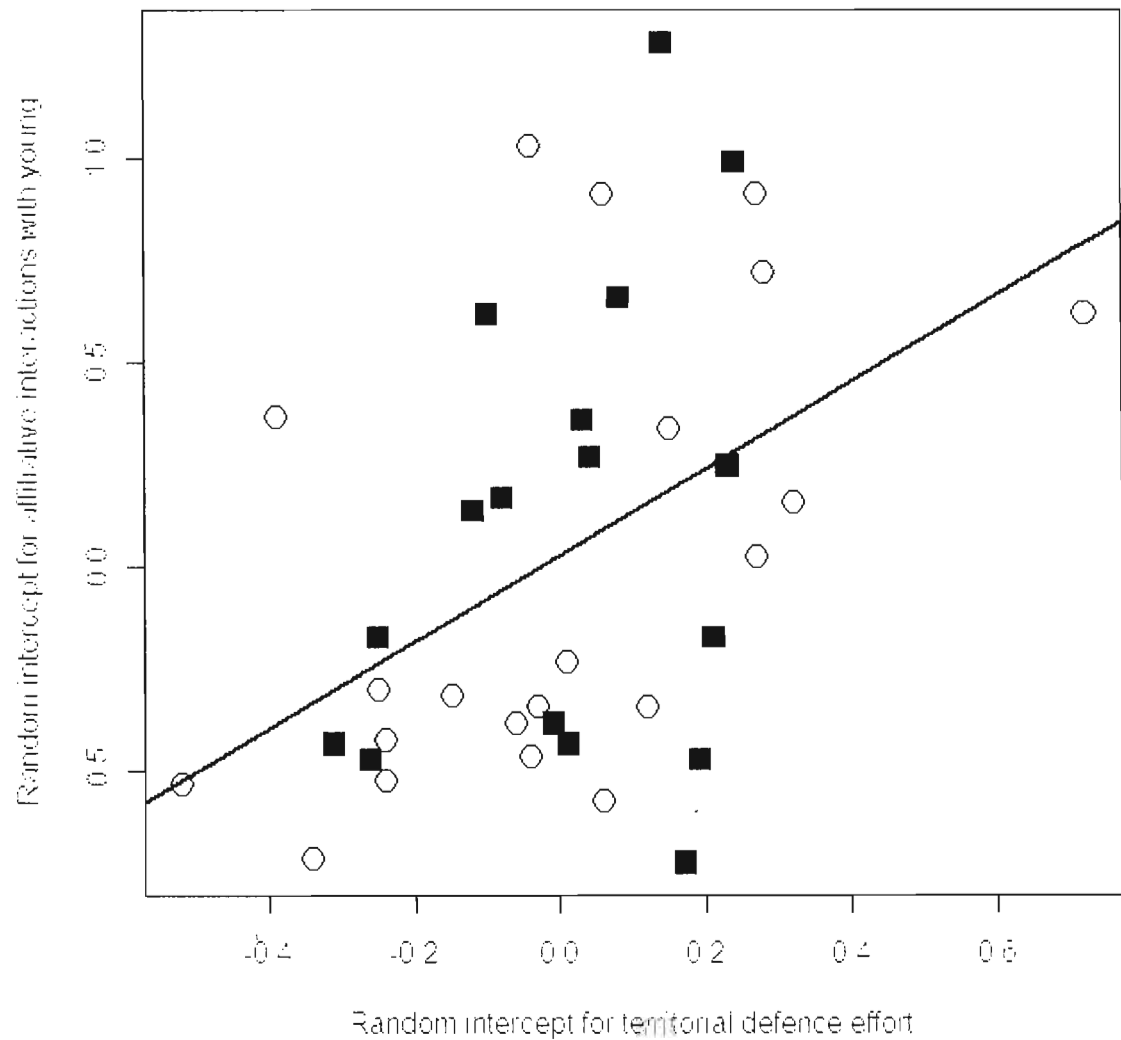


Figure 1: Corrélation positive entre l'ordonnée à l'origine dans les effets aléatoires de chacun des individus dans les modèles sur les interactions affiliatives avec les jeunes et la défense de territoire. Les individus reproducteurs sont représentés par un cercle gris; les subordonnés sont représentés par un carré noir.

2.3.4 Le modèle sur les efforts de coopération sociale

Les valeurs de p ne sont pas estimées dans les modèles lmer pour les variables de distribution quasi-Poisson. Le seul effet fixe avec une erreur type inférieure à la valeur de l'estimation était la date qui avait un effet négatif sur les efforts de coopération sociale (e.i. plus la saison avance, moins les individus investissent des efforts dans la coopération sociale) (Tableau 11). La reproductibilité ajustée était de 0.42 et significative différente de 0 (χ^2 : 1678.6, $p < 0.0001$).

Tableau 11 : Sommaire du modèle généralisé linéaire mixte sur l'occurrence d'efforts de coopération sociale (ex. jeu-combat et toilettage avec les jeunes, interactions agonistiques initiées vers un voisin et marquage de territoire) durant une période d'observation d'une heure.

Efforts coopération sociale ~	Estimation \pm e.t.	valeur-t
<hr/>		
Effets fixes		
Age-statut (sub. Adultes)	0,23 \pm 2,29	0,10
Age-statut (sub. 2 ans)	-1,15 \pm 1,92	-0,60
Nb. d'adultes	-0,07 \pm 0,16	-0,44
Nb. d'immatures	0,08 \pm 0,11	0,78
Date	-0,02 \pm 0,003	-6,82
Effets aléatoires		
	Variance	
Individus	25,9027	
Groupes	11,0890	
Année	1,8392	
Résidus	29,6970	
<hr/>		

2.4 Discussion

Les marmottes alpines différaient de manière constante dans leurs efforts de coopération sociale durant la saison estivale. La corrélation entre la valeur individuelle dans les effets aléatoires dans le modèle sur les interactions affiliatives avec les jeunes et dans le modèle sur la défense de territoire était positive. Donc, l'hypothèse de la spécialisation individuelle dans une tâche sociale était rejetée. Nous avons démontré que les différences individuelles constantes dans les efforts de coopération existaient aussi bien pour les dominants que pour les assistants. La reproductibilité ajustée (différences individuelles constantes estimées à partir de modèles mixtes) dans les efforts de coopération sociale était toujours supérieure à 0 en dépit d'un ajustement de ces efforts en fonction des conditions du groupe (ex. : effet négatif du nombre d'adultes sur la prévalence des interactions affiliatives avec les jeunes). English *et al.* (2010) ont observé des résultats similaires chez les suricates.

Les différences individuelles dans les efforts de coopération peuvent résulter des options d'histoire de vie disponibles pour les assistants : rester dans le groupe et assister les dominants ou se disperser et de se reproduire tôt (Dall *et al.* 2004). À titre d'exemple, chez le rat-taupe nu (*Heterocephalus glaber*), un haut degré consanguinité est observé et les colonies se forment généralement par la fission d'un ancien groupe (Sherman *et al.* 1991). Toutefois, O'Riain *et al.* (1996) ont trouvé des individus dispersants à la morphologie, physiologie et aux comportements différents des individus non dispersants. Le morphe dispersant montre une contribution à la coopération sociale réduite comparée aux individus qui demeurent dans le groupe natal. Dans notre étude, les assistants et les dominants démontrent des différences constantes dans les efforts de coopération sociale. Ainsi, les individus peuvent conserver ces différences constantes tout au long de leur vie qu'ils soient assistants ou dominants (Réale et Dingemanse 2010). Donc, les assistants qui participent activement aux efforts sociaux devraient participer plus aux efforts de coopération sociale une fois qu'ils deviennent dominants que les assistants moins investis. Nos résultats corroborent les observations d'English *et al.* (2010) selon lesquelles les différences constantes dans les efforts de coopération étaient significatives sur une période de 10 ans pour des individus mesurés aussi bien comme assistant que comme dominant.

Nous avons observé que la reproductibilité dans les efforts de coopération sociale, ajustée pour la classe d'âge-statut, le nombre d'adultes, le nombre de jeunes et la date, était de 0,42. La mesure de reproductibilité donne une estimation du niveau de la prédictibilité d'un individu dans un trait (Falconer et Mackay 1996). La prédictibilité pourrait avoir des implications dans la sélection des assistants par les dominants tout comme la prédictibilité peut favoriser la sélection d'un partenaire sexuel (Bell *et al.* 2009; voir aussi Nakagawa *et al.* 2007). Chez les marmottes alpines, les assistants imposent un coût aux dominants, spécialement aux mâles, en réduisant leur persistance en tant que dominants et en augmentant les risques de reproduction hors couple (Allainé et Theuriau 2004; Cohas *et al.* 2006). Considérant les coûts et les bénéfices associés aux assistants dans une étude à long terme, Allainé et Theuriau (2004) ont estimé que le nombre optimal d'assistants dans un groupe était de 1,6 individu pour les mâles et de 2,1 individus pour les femelles chez la marmotte alpine. Donc, les dominants devraient exercer une certaine forme de contrôle sur le nombre d'assistants qu'ils tolèrent dans le groupe. Si les assistants diffèrent de façon constante dans leurs efforts de coopération sociale, les dominants pourraient choisir les assistants qui procurent le plus de bénéfices et qui minimisent les coûts. Les assistants peuvent transmettre un message honnête de leur qualité en étant constants dans leurs comportements (Bell *et al.* 2009). Toutefois, chez les marmottes alpines, les assistants augmentent le succès reproducteur des dominants en participant à la thermorégulation sociale, ce qui augmente la survie des jeunes à l'hiver (Arnold 1988; Allainé et Theuriau 2004). Ainsi, les dominants peuvent sélectionner les assistants pour leurs bénéfiques contributions à la thermorégulation sociale durant l'hiver, mais ils doivent exercer un choix durant l'été. Les différences constantes dans les efforts de coopération durant les activités estivales doivent être positivement corrélées avec le niveau de participation à la thermorégulation sociale pour être un signal honnête de la qualité de l'assistant.

Les mesures de reproductibilité dans les interactions affiliatives avec les jeunes ($r = 0,13$) et la défense de territoire ($r = 0,04$) étaient drastiquement sous la moyenne de la reproductibilité estimée (0,37) dans plusieurs comportements reportée par Bell *et al.* (2009), mais toujours significatives d'un point de vue statistique. Toutefois, Bell *et al.* (2009) ont montré que la reproductibilité peut varier en fonction des différents types de comportements. Ils

mentionnent que pour certains types de comportements, comme la sélection de partenaires sexuels, les individus peuvent apprendre de leurs expériences passées et ajuster leur comportement en fonction de cette nouvelle information. Les efforts de défense de territoire, particulièrement les interactions agonistiques avec les voisins, peuvent être un comportement plus risqué que les interactions avec les jeunes, parce que les individus peuvent être blessés sérieusement durant un combat (Arnold et Dittami 1997). Donc, apprendre d'une interaction passée avec un voisin pourrait être d'une grande importance. Par exemple, si un individu agit agressivement envers un voisin et qu'il se fait blessé dans l'interaction, il pourrait éviter d'initier d'autres interactions agonistiques contre ce même individu. Cet apprentissage pourrait diminuer la reproductibilité de la défense du territoire.

La reproductibilité dans les efforts de coopération sociale sur une période de deux saisons n'exclut pas la possibilité qu'un individu ajuste sur une courte période son niveau de participation dans les activités sociales en réponse à des facteurs sociaux et environnementaux. Nous avons observé que dans les groupes avec un nombre élevé d'adultes, les interactions affiliatives avec les jeunes diminuaient pour l'individu observé. Cette observation appuie l'hypothèse de la réduction de la charge de travail qui stipule que les parents peuvent réduire leurs efforts dans les soins parentaux en présence d'assistants (Crick 1992). Donc, les individus dominants pourraient réduire leur contribution aux soins parentaux pour investir plus dans des comportements bénéfiques (ex. affouragement). Cependant, la prévalence de défense de territoire augmente en fonction du nombre d'individus dans le groupe. Ceci pourrait être la conséquence d'une augmentation de la compétition intragroupe. Les groupes de grande taille requièrent des territoires qui peuvent les fournir en ressource, ainsi l'expansion du territoire peut être inévitable. Cette expansion pourrait augmenter la compétition avec les groupes voisins, ce qui devrait être observé par une augmentation des combats intergroupes et le besoin de signaler l'occupation du territoire par le dépôt de marques chimiques dans les zones de chevauchement. La reproductibilité mesurée sur l'espace d'une vie des individus suricates par English *et al.* (2010) n'était pas affectée par des contributions aux activités sociales s'adaptant à des conditions temporaires (Russell *et al.* 2003)

Arnold *et al.* (2005) mentionnent que la spécialisation qu'ils ont trouvée chez le méliphage bruyant peut être la conséquence de différences de comportement avec l'âge. À titre d'exemple, Clutton-Brock *et al.* (2003) n'ont trouvé aucune spécialisation individuelle une fois qu'ils ont contrôlé pour l'âge des individus. Dans notre étude, les individus de deux ans contribuent plus aux interactions affiliatives avec les jeunes, tandis que les individus dominants investissent plus dans la défense de territoire que les autres classes d'âge. Donc, la contribution d'un individu aux activités de coopération sociale peut changer à mesure qu'il vieillit. Toutefois, la théorie de la personnalité propose que les individus présentent des différences constantes d'une situation à l'autre et dans le temps (Réale *et al.* 2007). La significativité statistique de la reproductibilité ajustée observée dans nos analyses démontre que les individus diffèrent de façon constante dans leur effort de coopération social relativement aux individus de leur classe d'âge, et ce pourrait être la conséquence des différences de personnalité entre les individus.

Cette étude n'a pas démontré de spécialisation individuelle, ce qui ajoute aux évidences que ce phénomène survient très rarement dans les vertébrés à reproduction coopérative. Des questions émergent donc à propos des processus qui pourraient favoriser ou empêcher la spécialisation dans ce genre de système social. Les interactions affiliatives avec les jeunes et la défense de territoire sont supposément des comportements fonctionnellement très différents parce qu'ils sont opposés sur un gradient de comportements sociaux affiliatifs et agonistiques. Cependant, ces activités ne sont pas mutuellement exclusives puisqu'ils sont positivement corrélés. Ainsi, la participation à l'une de ces activités n'empêche pas ou n'entre pas en conflit avec la participation à l'autre activité. Une raison qui pourrait expliquer ce phénomène est que la contribution aux comportements de coopération chez la marmotte requière relativement peu d'investissement de temps et d'énergie comparé aux comportements (approvisionnement des jeunes et éloignement des prédateurs) observés par Arnold *et al.* (2005) chez le méliphage bruyant. La spécialisation individuelle peut survenir dans les groupes où les besoins sont importants et que les coûts imposés aux individus par ces besoins limitent leur contribution sociale à des tâches où ils sont les plus efficaces (Heinsohn et Legge 1999). Arnold *et al.* (2005) ont observé que dans les grands groupes, les individus tendent à diviser le travail social et à se spécialiser dans une tâche particulière. Dans notre

étude, les groupes comptaient en moyenne trois adultes et seulement trois groupes avaient quatre adultes ou plus. Ainsi, la division du travail pourrait être rare dans la population que nous avons étudiée.

2.5 Références

- Allainé, D., Theuriau, F. 2004. « *Is there an optimal number of helpers in Alpine marmot family groups?* » Behavioural Ecology, vol. 15, p. 916-924.
- Arnold, W. Dittami, J. 1997. « *Reproductive suppression in male alpine marmots* ». Animal Behaviour, vol. 53, p. 53-66.
- Arnold, W. 1988. « *Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (Marmota marmota)* ». J. Comp. Physiol. B, vol. 158, p. 151-156.
- Arnold, K.E., Owens, I.P.F., Goldizen, A.W. 2005. « *Division of labour within cooperatively breeding groups* ». Behaviour, vol. 142, p. 1577-1590.
- Baglione, V., Canestrari, D., Chiarati, E., Vera, R., Marcos, J.M. 2010. « *Lazy group members are substitute helpers in carrion crows* ». Proc. R Soc. B, In press.
- Bell, A.M., Hankison, S.J., Laskowski, K.L. 2009. « *The repeatability of behaviour: a meta-analysis* ». Animal Behaviour, vol. 77, p. 771-783.
- Bergmüller, R., Taborsky, M. 2007. « *Adaptive behavioural syndromes due to strategic niche specialization* ». Ecology, p. 7-12.
- Blumstein, D.T., Armitage, K.B. 1999. « *Cooperative breeding in marmots* ». Oikos, vol. 84, p. 369-382.
- Boland, C.R.J., Heinsohn, R., Cockburn, A. 1997. « *Deception by helpers in cooperatively breeding white-winged choughs and its experimental manipulation* ». Behav. Ecol. Sociobiol., vol. 41, p. 251-256.

- Brockmann, H.J. 1997. « *Cooperative breeding in wasps and vertebrates: The role of ecological constraints* ». In *The evolution of social behavior in insects and arachnids*, sous la dir. de Choe, J.C. et Crespi, B.J., p. 347-372. Cambridge University Press.
- Clutton-Brock, T.H., Russell, A.F., Sharpe, L.L. 2003. « *Meerkats helpers do not specialize in particular activities* ». *Anim. Behav.*, vol. 66, p. 531-540.
- Cohas, A., Yoccoz, N.G., Da Silva, A., Goossens, B., Allainé, D. 2006. « *Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (Marmota marmota): the roles of social setting and female mate choice* ». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, vol. 59, p. 597-605.
- Covas, R., Doutrelant, C., du Plessis, M.A. 2004. « *Experimental evidence of a link between breeding conditions and the decision to breed or to help in a colonial cooperative bird* ». *Proc. R. Soc. Lond. B.*, vol. 271, p. 827-832.
- Crick, H.Q.P. 1992. « *Load-lightening in cooperatively breeding birds and the cost of reproduction* ». *Ibis*, vol. 34, p. 56-61.
- Dall, S.R.X., Houston, A.I., McNamara, J.M. 2004. « *The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective* ». *Ecol. Lett.*, vol. 7, p. 734-739.
- Emlen, S.T. 1982. « *The evolution of helping. I. An ecological constraints model* ». *Am. Nat.*, vol. 7, p. 734-739.
- English, S., Nakagawa, S., Clutton-Brock, T.H. 2010. « *Consistent individual differences in cooperative behaviour in meerkats (Suricata suricatta)* ». *J. Evol. Biol.* In press.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. Longman. 438 p.
- Gosling, L.M. 1982. « *A reassessment of the function of scent marking in territories* ». *Ethology*, vol. 60, p. 89-118.
- Hatchwell, B.J., Kombeur, J. 2000. « *Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding* ». *Anim. Behav.*, vol. 59, p. 1079-1086.

- Heinsohn, R., Legge, S. 1999. « *The cost of helping* ». *Tree*, vol. 14, p. 53-57.
- Heinsohn, R.G. 2004. « *Parental care, load-lightening, and costs* ». In *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*, sous la dir. de Koenig, W.D. et Dickinson, J.L., p.67-80. Cambridge University Press.
- Kombeur, J. 2006. « *Variation in individual investment strategies among social animals* ». *Ethology*, vol. 112, p. 729-747.
- MacColl, A.D.C., Hatchwell, B.J. 2003. « *Sharing of caring: nestling provisioning behaviour of long-tailed tit, *Aegithalos caudatus*, parents and helpers* ». *Anim. Behav.*, vol. 66, p. 955-964.
- Morrell, C.H. 1998. « *Likelihood ratio testing of variance components in the linear mixed-effects model using restricted maximum likelihood* ». *Biometrics*, vol. 54, p. 1560-1568.
- Nakagawa, S., Gillespie, D.O.S., Hatchwell, B.J., Burke, T. 2007. « *Predictable males and unpredictable females : sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population* ». *J. Evol. Biol.*, vol. 20, p. 1674-1681.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H. 2010. « *Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data : a practical guide for biologists* ». *Biol. Rev.* In press.
- O'Riain, M.J., Jarvis, J.U.M., Faulkes, C.G. 1996. « *A dispersive morph in the naked mole-rat* ». *Nature*, vol. 380, p. 619-621.
- Perrin, C., Coulon, J., Le Berre, M. 1993. « *Social behavior of alpine marmots (*Marmota marmota*): seasonal, group, and individual variability* ». *Can. J. Zool.*, vol. 71, p. 1945-1953.
- R Development Core Team. 2009. « *R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing* », Vienna, Austria.

- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J. 2007. « *Integrating animal temperament within ecology and evolution* ». Biol. Rev., vol. 82, p. 291-318.
- Réale, D., Dingemanse, N.J. 2010. « *Personality and individual social specialisation* ». In Social behaviour : genes, ecology and evolution, sous la dir. de Székely, T., Moore, A.J. et Kombeur, J., p. 527-557 . Cambridge University Press.
- Russell, A.F., Sharpe, L.L., Brotherton, P.N.M., Clutton-Brock, T.H. 2003. « *Cost minimization by helpers in cooperative vertebrates* ». P. Natl. Acad. Sci-Biol., vol. 100, p. 3333-3338.
- Sherman, P.W., Jarvis, J.U.M., Alexander, R.D. 1991. *The biology of naked mole-rat*. Princeton University Press, 518 p.
- Solomon, N.G., French, J.A. 1997. *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press, 390 p.
- Stacey, P.B., Koenig, W.D. 1990. *Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior*. Cambridge University Press, 615 p.
- Wright, J., Dingemanse, N.J. 1999. « *Parents and helpers compensate for experimental changes in the provisioning effort of others in the Arabian babbler* ». Anim. Behav., vol. 58, p. 345-350.

Conclusion

Ce projet de recherche est la première publication d'une étude longitudinale sur les comportements sociaux de la marmotte alpine. Il était divisé en deux objectifs :

- Déterminer l'importance relative des variables intrinsèques à l'individu et des variables reliées à la composition des groupes dans les comportements sociaux des individus;
- Mesurer le niveau d'investissement des individus dans les tâches sociales coopératives, les différences individuelles consistantes et la spécialisation des individus dans ces tâches.

Le rôle des individus dans leur groupe social

Par le biais de leurs interactions sociales, les individus peuvent réaliser différentes actions et jouer différents rôles dans leur groupe social. Par exemple, ils peuvent défendre le territoire contre leurs voisins et signaler l'occupation du territoire aux individus des territoires voisins (Perrin *et al.* 1993b). A l'intérieur du groupe, les jeunes individus peuvent par le jeu développer leurs capacités motrices (Perrin *et al.* 1993a). Plus tard les membres du groupe peuvent participer aux soins des jeunes et participer plus généralement à la coopération sociale ou affecter la cohésion du groupe. En vieillissant, ils tentent, par leurs interactions, d'améliorer ou de défendre un rang social. Les dominants inhibent la reproduction des subalternes (Arnold et Dittami 1997; Hacklander *et al.* 2003) et expulsent les subalternes superflus (Perrin *et al.* 1993a). L'importance relative des variables intrinsèques à l'individu et des variables reliées à la composition des groupes varie en fonction du type d'interaction étudiée.

Généralement, les interactions agonistiques intergroupes chez la marmotte alpine, correspondent à la défense des territoires entre groupes voisins. A l'exception des juvéniles, tous les individus du groupe sont susceptibles d'initier ou d'être la cible d'interactions

agonistiques intergroupes, dont la fréquence ne varie pas en fonction de la composition des groupes. Toutefois, selon leurs caractéristiques, les individus sont engagés à des degrés différents dans la signalisation du territoire, les mâles dominants s'impliquant plus souvent que les autres adultes. Bel *et al.* (1995) notent que les marques chimiques sont distribuées surtout sur les terriers principaux et secondaires, et plus fréquemment dans les zones frontalières. Cependant, nous avons montré que la fréquence de marquage était corrélée avec le degré sortant dans les interactions agonistiques intragroupes, ce qui suggère qu'une bonne partie des signaux chimiques pourraient être destinés à la communication entre individus familiers plutôt qu'entre individus de groupes voisins.

Les interactions de jeu permettent aux jeunes d'un an et aux juvéniles de développer leur capacité motrice (Pellis et Pellis 1998). L'importance de cette fonction pourrait expliquer pourquoi les variables individuelles affectent le degré sortant du jeu, tandis que le degré entrant est expliqué les variables de groupe. Il faudrait mieux jouer avec un partenaire mal agencé que de ne pas jouer du tout. En étant partenaire dans leurs jeux sociaux, les individus adultes collaboreraient en participant à l'apprentissage social et au développement moteur des jeunes. De plus, d'après les résultats du premier chapitre, nous proposons que les individus plus actifs dans le jeu sont plus sociables. Ainsi, la participation aux jeux serait un indicateur de l'implication sociale d'un individu.

Suite à leur étude sur les interactions sociales chez la marmotte alpine, Perrin *et al.* (1993a) concluent que les individus immatures (1 an et juvéniles) sont plus impliqués dans les interactions non agressives (jeu, toilettage, reconnaissance) que les adultes et les individus de deux ans. Toutefois, dans la population du PNGP, nous observons que cette règle ne s'applique qu'aux interactions de jeu. Les interactions de toilettage et de reconnaissance sont généralement dirigées vers des individus de hauts rangs sociaux et auraient ainsi comme fonction de consolider des liens sociaux et d'exprimer le respect de la hiérarchie sociale.

Par le biais d'interactions agonistiques intragroupes, les individus peuvent remettre en question le rang social d'un autre individu ou défendre leur propre rang. Les adultes dominants peuvent également inhiber la reproduction des subalternes et expulser certains subalternes du groupe. Les variables individuelles affectent les degrés sortants et entrants

mesurés pour ces interactions. Toutefois, la classe d'âge-statut des individus et leur sexe ont un effet limité sur les degrés dans ces interactions agonistiques, si ce n'est que les individus d'un an ont un degré sortant plus faible. La nature multifonctionnelle de ces interactions pourrait être à l'origine de cette absence de différences entre les individus matures.

Le rôle social des individus est analysé à partir de la fréquence d'occurrence de leurs différentes interactions. Cependant, la compréhension du rôle de chacun est largement dépendante de la fonction de chacune des interactions; fonction qui pourrait varier selon les individus impliqués. Par exemple, chez les suricates les interactions de toilettage sont symétriques entre les individus dominants, mais asymétriques entre les dominants et les subalternes (Kutsukake et Clutton-Brock 2006). Dans notre étude, l'utilisation des degrés ne permet pas de discerner les multiples fonctions d'un type d'interaction. De plus, avec la méthode d'observation que nous avons choisie, les degrés sont basés sur la fréquence d'occurrence de chacune des interactions (l'interaction est observée au moins une fois durant la session d'observation), mais pas sur leur qualité (ex. : durée ou intensité d'une interaction). Ainsi, des séquences de jeu de 30 secondes ou de 5 minutes sont considérées de la même manière dans notre jeu de données. De même, une démonstration agressive aura le même poids qu'une chasse ou qu'une lutte entre deux individus. Considérer la qualité des interactions pourrait changer notre interprétation du rôle social des individus. Par exemple, les bénéfices du jeu pourraient dépendre de la durée des interactions et des gestes qui sont pratiqués (ex. mouvement d'attaque et/ou mouvement de défense) (Pellis et Pellis 1998). Par ailleurs, la qualité des interactions ne se limite pas à la durée ou aux gestes posés durant l'interaction. Les interactions ont un effet physiologique sur les individus (ex. augmentation du niveau d'hormones de relaxation et abaissement des battements du cœur par le toilettage, Feh *et al.* 1993, Aureli *et al.* 1999; augmentation des corticostéroïdes par les agressions, Arnold et Dittami 1997, Hacklander *et al.* 2003). Dans ce cas, la qualité des interactions pourrait être difficile à mesurer lors d'observation à distance en milieu naturel.

Les mesures de degré utilisées dans cette étude représentent le sommaire des interactions durant toute la période estivale. Toutefois, Perrin *et al.* (1993a) ont démontré que la fréquence des interactions évoluait dans le temps. Nos résultats (F. Dumont non publié) montrent également une tendance à la réduction des fréquences d'interactions sociales durant

l'été. Il est fort possible que les relations sociales changent de la même façon au cours de la saison (Whitehead 2008). Il serait donc intéressant de considérer une approche centrée sur les dyades plutôt que sur les individus pour mieux comprendre les changements de comportements des individus en fonction des interactions passées. Par exemple, l'arrivée d'un mâle dominant dans un groupe où aucun des individus ne lui sont apparentés pourrait remettre la hiérarchie du groupe en cause. Ainsi, le nouveau mâle devrait avoir des interactions agonistiques avec les mâles déjà présents dans le groupe jusqu'à ce que la hiérarchie de dominance soit de nouveau définie. Des interactions de toilettage initiées par les mâles subalternes et dirigées vers le nouveau mâle dominant devraient suivre la stabilisation de la hiérarchie sociale.

Les marmottes alpines perdent plus de la moitié de leur poids durant la période d'hibernation (Kortner et Heldmaier 1995). Les interactions sociales peuvent avoir une influence sur la prise de poids, soit par une voie physiologique (Arnold et Dittami 1997), soit en affectant le budget énergétique (Perrin *et al.* 1993a). Les individus pourraient donc être contraints à faire des compromis entre la socialisation et l'approvisionnement. Cette hypothèse pourrait être particulièrement vraie pour les individus juvéniles pour qui la survie au premier hiver est une étape cruciale. Farand *et al.* (2002) ont observé que le taux de mortalité était plus important chez les marmottes juvéniles que les individus des autres classes d'âge, et que les facteurs sociaux étaient plus importants que les facteurs environnementaux pour le taux de survie des jeunes. Le nombre de mâles qui participent à la thermorégulation sociale augmente le taux de survie des juvéniles durant l'hiver (Allainé et Theuriau 2004). Ainsi, la survie hivernale des juvéniles dépendrait surtout de leurs réserves de graisses dans les groupes sans assistant, mais la présence d'assistants pourrait favoriser la survie des juvéniles les plus sociaux qui profiteraient d'une meilleure thermorégulation sociale. Les juvéniles pourraient donc minimiser leur socialisation lorsque peu d'assistants sont présents dans le groupe. À l'inverse, dans les groupes où les assistants sont nombreux, les juvéniles pourraient bénéficier de liens forts avec les assistants si cela leur permet d'obtenir une meilleure place dans l'hibernaculum durant la thermorégulation. Il faut noter que cette hypothèse est difficile à tester, car les groupes sans assistant sont généralement de plus petite taille et donc devraient montrer également moins d'interactions par individu.

Les efforts de coopération sociale

Comme nous l'avons vu plus haut, la plupart des interactions sociales initiées par un individu envers ses congénères peuvent être bénéfiques en termes de survie et de reproduction. Cependant, certaines interactions peuvent également procurer des bénéfices à un autre individu. Par exemple, en défendant ou en marquant le territoire, des individus procurent un bénéfice à tous les membres du groupe en protégeant des ressources alimentaires. De plus, un adulte peut aider au développement moteur d'un jeune en étant son partenaire de jeu.

Ces interactions sociales peuvent être divisées en deux catégories d'activités : les comportements affiliatifs avec les jeunes (ex. adulte partenaire de jeu d'un jeune immature et/ou adulte qui confère des soins de toilettage à un jeune) et la défense de territoire (ex. initiation d'interactions agonistiques intergroupes et/ou le marquage de territoire pour signaler son occupation). L'investissement d'un individu dans ces deux catégories de comportements sociaux peut représenter son effort de coopération sociale. Nous avons observé que les marmottes alpines diffèrent de manière constante dans cet effort de coopération sociale. De plus, l'effort d'un individu dans les interactions affiliatives était positivement corrélé avec ses efforts dans la défense de territoire. Nous n'avons donc pas observé de spécialisation individuelle dans un des rôles sociaux étudiés (aide aux jeunes ou défense du territoire).

La reproductibilité des comportements de coopération était ajustée pour la classe d'âge-statut des individus et certaines variables descriptions du contexte social comme le nombre d'adultes et de jeunes. Il y avait une différence dans les efforts de coopération sociale en fonction de l'âge et du statut de dominance des individus. De plus, les individus démontrent un ajustement de leurs efforts de coopération social en réponse au contexte social dans lequel ils vivent. Cependant, ces différences en fonction de l'âge-statut des individus et du contexte social n'empêchent pas que les individus maintiennent des différences individuelles persistantes dans le temps. Le même phénomène est observé chez les suricates où les individus diffèrent dans leurs efforts de coopération sociale (English *et al.* 2010), tout au long de leur vie, aussi bien comme assistants que dominants, malgré des ajustements à court terme de leur contribution sociale (Russell *et al.* 2003).

Il ne suffit pas que les activités sociales considérées soient très différentes (comportements affiliatifs versus comportements agressifs) pour observer de la spécialisation individuelle (Arnold *et al.* 2005; English *et al.* 2010). Nous observons deux différences entre les comportements sociaux coopératifs des marmottes alpines et ceux des méliphages bruyants chez qui la spécialisation individuelle a été observée (Arnold *et al.* 2005). D'abord, les interactions affiliatives avec les jeunes et la défense de territoire chez la marmotte alpine sont des activités qui demandent moins d'investissement, en termes de temps, que les activités de coopération sociale mesurées chez le méliphage bruyant (alimentation des jeunes et défense contre les prédateurs). Ainsi, la spécialisation pourrait n'apparaître que lorsque les comportements coopératifs sont très coûteux et génère un compromis temporel ou énergétique. Ensuite, Arnold *et al.* (2005) observent une augmentation de la division du travail, et de la spécialisation individuelle, dans les grands groupes, tandis que dans notre population les groupes étaient relativement petits (moyenne de 3 adultes incluant les individus dominants). Ces deux différences entre la marmotte alpine et le méliphage bruyant suggèrent que la spécialisation individuelle peut émerger dans les groupes où la charge de travail est trop importante pour être réalisée par un seul ou très peu d'individus, et où le nombre de membres dans le groupe permet la division du travail.

De nouvelles questions émergent de l'observation de différences individuelles persistantes dans les efforts de coopération sociale dans notre population de marmotte alpine. Allainé et Theuriau (2004) ont estimé que le nombre d'assistants (subalternes mâles) optimum dans les groupes se situe autour de deux. Il est donc possible que les individus dominants expulsent les subalternes superflus. Comme tous les subalternes n'offrent pas le même niveau d'effort de coopération, cette variable pourrait être considérée dans le choix de subalterne expulsé. Il serait donc intéressant d'adopter une approche centrée sur les relations sociales pour comprendre si les efforts de coopération influencent les relations dominants-subalternes. Chez un Cichlidé du lac Tanganyika (*Neolamprologus pulcher*), Bergmüller et Taborsky (2007) ont observé que le comportement des subalternes n'était pas le même lorsque les individus dominants étaient présents - et donc, pouvaient voir le comportement des subalternes - qu'en leur absence. Il est possible que la participation aux efforts de

coopération sociale soit une forme de démonstration des subalternes visant à s'assurer une place dans le groupe et la clémence des individus dominants.

L'implication des individus dans les rôles sociaux (égoïstes et coopératifs) pourrait résulter des options d'histoire de vie qui s'offrent aux individus subalternes dans les groupes à reproduction coopérative soit : 1) rester dans son groupe d'origine et assister les individus dominants; 2) se disperser et tenter de se reproduire dans un autre groupe (O'Riain *et al.* 1996; Bergmüller et Taborsky 2007; English *et al.* 2010). Théoriquement, ces stratégies pourraient avoir un effet sur la structure des groupes puisque les efforts de coopération sociale chez la marmotte alpine sont susceptibles de faire croître la taille des groupes par l'amélioration de la qualité du territoire, de la cohésion sociale (Armitage 2007) et la survie des jeunes (Allainé et Theuriau 2004). Les efforts de défense de territoire permettraient de protéger l'intégrité du territoire et de conserver les ressources alimentaires qui s'y trouvent; une hypothèse qui reste toujours à tester. Un territoire riche en ressource pourrait être un incitatif pour les individus subalternes de reporter leur dispersion et d'attendre une opportunité de se reproduire sur le territoire natal. Les interactions affiliatives peuvent aussi mener à l'augmentation du groupe si elles améliorent le développement des jeunes et leurs chances de survie. De plus, les interactions affiliatives peuvent augmenter la cohésion sociale, ce qui facilite le recrutement et la rétention d'individus dans le groupe (Armitage 2007). L'augmentation de la taille du groupe peut mener à une augmentation des tensions entre les individus par réduction des ressources disponibles pour chacun d'eux. Ceci pourrait changer la dynamique sociale du groupe et mènerait ultimement à la diminution de sa taille. Ainsi, les groupes devraient connaître des cycles et le comportement des individus à l'intérieur des groupes pourrait dépendre de ce cycle.

Références

Allainé, D. 2004. « *Sex ratio variation in the cooperatively breeding alpine marmot *Marmota marmota** ». Behavioral Ecology, vol. 15, p. 997-1002.

- Allainé, D., Brondex, F., Graziani, L., Coulon, J., Till-Bottraud, I. 2000. « *Male-biased sex ratio in litters of Alpine marmots supports the helper repayment hypothesis* ». Behavioral Ecology, vol. 11, p. 507-514.
- Allainé, D., Theuriau, F. 2004. « *Is there an optimal number of helpers in Alpine marmot family groups?* » Behavioral Ecology, vol. 15, p. 916-924.
- Armitage, K.B. 1999. « *Evolution of sociality in Marmots* ». Journal of Mammalogy, vol. 80, p. 1-10.
- Armitage, K.B. 1999. « *Evolution of sociality in marmots :it begins with hibernation* ». In Rodent societies : an ecological and evolutionary perspective, sous la dir. de Wolff, J.O. et Sherman, P.W., p.356-367. University of Chicago Press.
- Arnold, W. 1990a. « *The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation* ». Behavioral Ecology and Sociobiology, vol. 27, p. 239-246.
- Arnold, W. 1990b. « *The evolution of marmot sociality : I. Why disperse late?* » Behavioral Ecology and Sociobiology, vol. 27, p. 229-237.
- Arnold, K.E., Owens, I.P.F., Goldizen, A.W. 2005. « *Division of labour within cooperatively breeding groups* ». Behaviour, vol. 142, p. 1577-1590.
- Arnold, W., Dittami, J. 1997. « *Reproductive suppression in male alpine marmots* ». Animal Behaviour, vol. 53, p. 53-66.
- Aureli, F., Preston, S.D., de Waal, F.B. 1999. « *Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (Macaca mulatta) : a pilot study* ». Journal of Comparative Psychology, vol. 113, p. 59-65.
- Barthélemy, M., Barrat, A., Pastor-Satorras, R., Vespignani, A. 2005. « *Characterization and modeling of weighted networks* ». Physica A, vol. 346, p. 34-43.

- Bel, M.C, Porteret, C., Coulon, J. 1995. « *Scent deposition by cheek rubbing in the Alpine marmot (*Marmota marmota*) in the French Alps* ». Canadian Journal of Zoology, vol. 73, p. 2065-2071.
- Bergmüller, R., Taborsky, M. 2007. « *Adaptative behavioural syndromes due to strategic niche specialization* ». Ecology, p. 7-12.
- Blumstein, D.T., Armitage, K.B. 1999. « *Cooperative breeding in marmots* ». Oikos, vol. 84, p. 369-382.
- Cohas, A., Yoccoz, N.G., Da Silva, A., Goossens, B., Allainé, D. 2006. « *Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*): the roles of social setting and female mate choice* ». Behavioral Ecology and Sociobiology, vol. 59, p. 597-605.
- Cohas, A. Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Allainé, D. 2007. « *Are extra-pair young better than within-pair young? A comparison of survival and dominance in alpine marmot* ». Journal of Animal Ecology, vol. 76, p. 771-781.
- Croft, D.P., James, R., Krause, J. 2008. *Exploring animal social networks*. Princeton University Press, 192 p.
- English, S. Nakagawa, S., Clutton-Brock, T.H. 2010. « *Consistent individual differences in cooperative behaviour in meerkats (*Suricata suricatta*)* ». J. Evol. Biol. In press.
- Farand, É., Allainé, D., Coulon, J. 2002. « *Variation in survival rates for the alpine marmot (*Marmota marmota*) : effects of sex, age, year and climatic factors* ». Canadian Journal of Zoology, vol. 80, p. 342-349.
- Feh, C., de Mazières, J. 1993. « *Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses* ». Animal Behaviour, vol. 46, p. 1191-1194.
- Flack, J.C., Girvan, M., de Waal, F.B.M., Krakauer, D.C. 2006. « *Policing stabilizes construction of social niches in primates* ». Nature, vol. 439, p. 426-429.

- Grimm, V., Dorndorf, N., Frey-Roos, F., Wissel, C., Wyszomirski, T., Arnold, W. 2003. « *Modelling the role of social behavior in the persistence of the alpine marmot *Marmota marmota** ». *Oikos*, vol. 102, p. 124-136.
- Hackländer, K., Möstl, E., Arnold, W. 2003. « *Reproductive suppression in female Alpine marmots, *Marmota marmota** ». *Animal Behaviour*, vol. 65, p. 1133-1140.
- Hinde, R.A. 1976. « *Interactions, relationships and social structure* ». *Man*, vol. 11, p. 1-17.
- Kilduff, M., Krackhardt, D. 2008. *Interpersonal networks in organizations : social structure and decision-making in an MBA cohort*. Cambridge University Press, 310 p.
- King, W.J., Allainé, D. 2002. « *Social, maternal, and environmental influences on reproductive success in female Alpine marmots (*Marmota marmota*)* ». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, p. 2137-2143.
- Kortner, G., Heldmaier, G. 1995. « *Body weight cycles and energy balance in the Alpine marmot (*Marmota marmota*)* ». *Physiological Zoology*, vol. 68, p. 149-163.
- Kutsukake, N., Clutton-Brock, T.H. 2006. « *Social functions of allogrooming in cooperatively breeding meerkats* ». *Animal Behaviour*, vol. 72, p. 1059-1068.
- Kutsukake, N., Clutton-Brock, T.H. 2008. « *The number of subordinates moderates intrasexual competition among males in cooperatively breeding meerkats* ». *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 275, p. 209-216.
- Lusseau, D. 2003. « *The emergent properties of a dolphin social network* ». *Proc. R. Soc. Lond. B.*, vol. 270, p. 186-188.
- Lusseau, D., Newman, M.E.J., « *Identifying the role that animals play in social networks* ». *Proc. R. Soc. Lond. B.*, vol. 271, p. 477-481.
- McComb, K., Moss, C., Durant, S.M., Baker, L., Sayialel, S., 2001. « *Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants* ». *Science*, vol. 292, p. 491-494.

- O'Riain, M.J., Jarvis, J.U.M., Faulkes, C.G. 1996. « *A dispersive morph in the naked mole-rat* ». *Nature*, vol. 380, p. 619-621.
- Pellis, S.M., Pellis, V.C. 1998. « *Structure-function interface in the analysis of play fighting* ». In *Animal play: evolutionary, comparative, and ecological perspectives*, sous la dir. de Bekoff, M et Byers, J.A, p. 115-140. Cambridge University Press.
- Perrin, C., Coulon, J., Le Berre, M. 1993a. « *Social behavior of alpine marmots (Marmota marmota) : seasonal, group and individual variability* ». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 71, p. 1945-1953.
- Perrin, C., Allainé, D., Le Berre, M. 1993b. « *Socio-spatial organization and activity distribution of the alpine marmots marmota marmota: preliminary results* ». *Ethology*, vol. 93, p. 21-30.
- Pike, T.W., Samanta, M., Lindström, J., Royle, N.J. 2008. « *Behavioural phenotype affects social interactions in an animal network* ». *Proceeding of The Royal Society B*, vol. 275, p. 2515-2520.
- Russell, A.F., Sharpe, L.L., Brotherton, P.N.M., Clutton-Brock, T.H. 2003. « *Cost minimization by helpers in cooperative vertebrates* ». *P. Natl. Acad. Sci-Biol.*, vol. 100, p. 3333-3338.
- Solomon, N.G. French, J.A. 1997. *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press, 390 p.
- Wey, T., Blumstein, D.T., Shen, W., Jordan, F. 2008. « *Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality* ». *Animal Behaviour*, vol. 75, p. 333-344.
- Whitehead, H. 2008. *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago Press, 336 p.

APPENDICE A

Code binaire pour interactions social

Les interactions sociales des individus ont été qualifiées en utilisant un code binaire (Table 12). Par exemple, une marmotte qui initie une interaction agonistique et qui gagne le combat obtient (1.1).

Tableau 12 : Code binaire utilisé pour qualifié les interactions entre marmottes alpines.

Interactions	1	0
Agonistiques	agresseur	agressé
	Agressif (faucon)	Passif (colombe)
	vainqueur	perdant
	Poursuite	Pas de poursuite
Jeux	initiateur	non-initiateur

	vainqueur	perdant
Toilettages	toiletteuse	toiletter
Identifications	initiateur	non-initiateur
	Individu reste sur place	Individu ne reste pas sur place